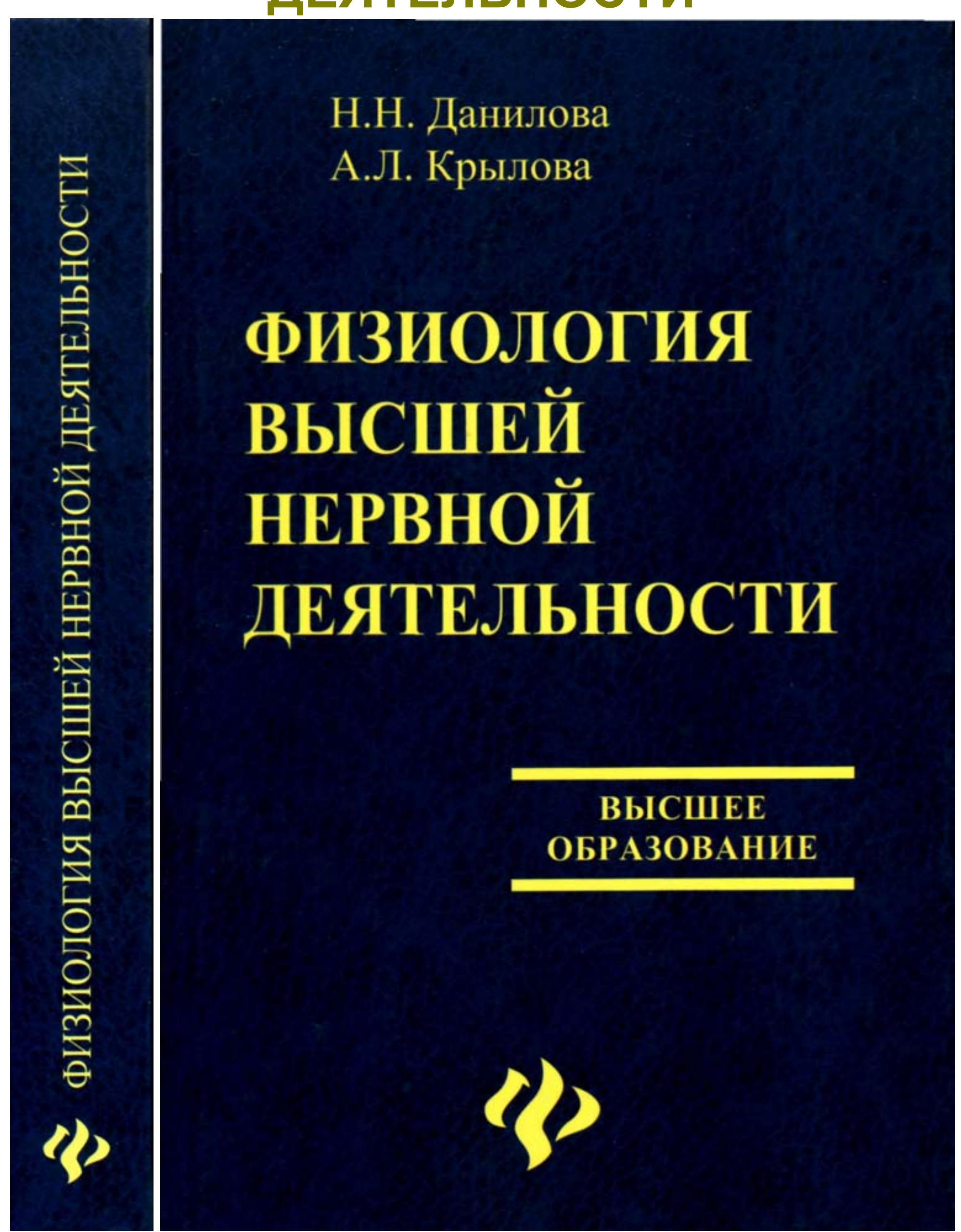
Н.Н. Данилова, А.Л. Крылова

ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ





К 250-летию МГУ

Рекомендовано
Министерством образования Российской Федерации
в качестве учебника для студентов вузов
Ростов-на-Дону
«ФЕНИКС»
2005

УДК 612(075.8) ББК 28.707я73
КТК 118 Д17

Рецензенты: Доктор психологических наук Э.А.Голубева; Доктор психологических наук Е.Д.Хомская

Данилова Н.Н. Д 17 Физиология высшей нервной деятельности / Н.Н.
Данилова, А.Л. Крылова. - Ростов н/Д: «Феникс», 2005. — 478, [1] с. - (Учебники МГУ)

В учебнике рассматриваются основные принципы высшей нервной деятельности, физиология анализаторов, условнорефлекторная деятельность животных и человека, физиологические механизмы поведения, структура поведенческого акта. Включены разделы, посвященные нейрофизиологическим основам психических процессов человека. Большое внимание уделяется проблеме функциональных состояний, их механизмам на системном, нейронном и биохимическом уровнях. Описываются особенности высшей нервной деятельности человека, методы диагностики психологических и психофизиологических качеств.

Для студентов психологических факультетов, аспирантов, преподавателей, специалистов-психологов.

ISBN 5-222-06746-7
УДК 612(075.8)
ББК 28.707я73:

Электронное оглавление

Иллюстрация

ПРЕДИСЛОВИЕ

Физиология высшей нервной деятельности, заложенная трудами И.П. Павлова и его учеников, претерпевает в настоящее время стремительные изменения, связанные с переходом исследований на нейронный и молекулярный уровни.

И.П. Павлов выделил в физиологии высшей нервной деятельности два основных раздела: физиологию анализаторов и физиологию условного рефлекса. В дальнейшем эти разделы были дополнены учением о второй сигнальной системе человека.

Важнейшим современным достижением в областей изучения механизмов анализа сигналов в нервной системе животных и человека является открытие нейронов-детекторов, избирательно настроенных на определенные значения воспринимаемого сигнала. Понятие детектора оказалось непосредственно связанным с модульным принципом организации коры больших полушарий головного мозга, где детекторы образуют иерархию экранных структур, на которых Признаки сигнала отображаются по принципу « меченой линии». Специализация нейронов распространяется и на отображение сложных объектов, которое происходит при участии гностических единиц.

Значительный прогресс был достигнут также на пути раскрытия нейронных механизмов условного рефлекса. Важнейшее участие в формировании условного рефлекса принимают два класса интернейронов: командные нейроны, реализующие специфические поведенческие акты, и модулирующие нейроны, регулирующие состояние командных нейронов. Пластичная конвергенция детекторов на командном нейроне составляет основу формирования избирательности условнорефлекторных реакций.

В последнее время в условиях клиники получило развитие изучение нейронных механизмов второй

3

сигнальной системы человека. Переход к исследованию нейронных механизмов высшей нервной деятельности открыл новые возможности для изучения молекулярных механизмов поведения. Важным достижением на этом направлении стало открытие нескольких уровней регуляции синаптических связей между нейронами: участие вторичных посредников, фосфорилирование рецептивных белков и транссинаптическая индукция энзимов, связанная с избирательной экспрессией генов.

В ходе развития физиологии высшей нервной деятельности происходит включение в сферу ее исследований все более сложных форм поведения. В учебнике рассматриваются основные блоки переработки информации и управления поведением: системы сенсорных анализаторов, системы организации двигательных актов и системы их модуляции. Далее дается анализ структуры поведенческого акта с акцентом на механизмах мотивации. Учебник завершается изложением основных результатов современного изучения второй сигнальной системы человека.

Современный специалист в области психологии для глубокого понимания механизмов протекания психологических процессов должен владеть всем понятийным арсеналом физиологии высшей нервной деятельности. Настоящий учебник физиологии высшей нервной деятельности, основанный на современных достижениях нейронауки, построен так, чтобы наиболее полно учесть интересы студентов, специализирующихся в области психологии. Первые семь глав учебника написаны кандидатом биологических наук А.Л. Крыловой, последующие восемь и заключение — доктором психологических наук Н.Н. Даниловой.

Действительный член АПН СССР, доктор биологических наук, профессор Е.Н.Соколов

Глава I. ИСТОРИЯ, ПРЕДМЕТ И ЗАДАЧИ ФИЗИОЛОГИИ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Учение о физиологии высшей нервной деятельности, созданное трудами великого русского ученого И.П.Павлова, является естественнонаучной основой философии диалектического материализма, оно утверждает первичность материи и вторичность сознания, наличие объективного и субъективного, материального и идеального. В учении И.П. Павлова заложены материалистические идеи и подход к исследованию высших функций мозга. Оно раскрывает закономерности работы головного мозга, позволяет познать природу и внутренние механизмы обучения, памяти, эмоций, мышления, сознания. Физиология высшей нервной деятельности становится наукой о нейрофизиологических механизмах психики и поведения, базирующейся на принципе рефлекторного отражения внешнего мира. Материалистическое учение И.П. Павлова положило начало новому этапу в развитии физиологии и смежных с нею наук.

§ 1. История развития взглядов на высшую нервную деятельность

История исследования высших функций мозга тесно связана с изучением психической деятельности, начало которого относится к временам глубокой древности. Понятие психического, как показывает само название (от греч. *psychios* — душевный), возникло у античных мыслителей и философов.
5
Первые обобщения, касающиеся сущности психики, можно найти в трудах древнегреческих и римских ученых (Фалес, Анаксимен, Гераклит, Демокрит, Платон, Аристотель, Эпикур, Лукреций, Гален). Уже среди них были материалисты, считавшие, что психика возникла из естественных начал (воды, огня, земли, воздуха), и идеалисты, выводившие психические явления из нематериальной субстанции (души).

Представители материалистического направления (Гераклит, Демокрит) считали, что душа и тело едины, и не видели особых отличий между душой человека и душами животных. Напротив, представители идеалистического мировоззрения, Сократ и Платон, рассматривали душу как явление, не связанное с телом и имеющее божественное происхождение. Платон считал, что душа старше тела, что души человека и животных резко отличаются, что душа человека двойственна: высшего и низшего порядка. Первая бессмертна, она обладает чисто мыслительной силой и может переходить от одного организма к другому и даже существовать самостоятельно, независимо от тела. Вторая (низшего порядка) душа смертная. Для животных свойственна только низшая форма души — *побуждение, инстинкт* (от лат. *instinctus* — побуждение).

Материалистические взгляды получили свое развитие в трактате «О душе» *Аристотеля* (384-322 гг. до н.э.), где он рассматривал единую основу психических явлений у человека и животных («общность души»), признавая, однако, учение Платона о бессмертии души. Отдельные мыслители того времени (Алкмеон Кротонский, Герофил, Эразистрат) высказывали догадки о связи психической деятельности с мозгом. Выдающийся древнегреческий врач *Гиппократ* (460-377 гг. до н.э.) и его последователи, тщательно изучая анатомию и физиологию, обобщая свой вра-
6
чебный опыт, пытались выявить особенности и закономерности поведения людей в зависимости от их темперамента, хотя объяснения замеченных ими явлений часто были весьма наивными.

Первые экспериментальные исследования на животных связывают с именем римского врача *Галена* {129-201), по мнению которого душевная деятельность осуществляется мозгом и является его функцией. Гален испытывал действие различных лекарственных веществ на животных организмах, наблюдал их поведение после перерезки нервов, идущих от органов чувств к мозгу. Гален описал некоторые мозговые центры, управляющие движениями конечностей,
мимикой лица, жеванием и глотанием. Он различал разные виды деятельности мозга и впервые выдвинул положения о *врожденных и приобретенных формах поведения, о произвольных и непроизвольных мышечных реакциях.* Однако из-за слабого развития экспериментальных наук на протяжении многих веков изучение психических процессов проходило без связи с морфологией и физиологией мозга.

Исключительное значение для развития материалистических взглядов в изучении физиологических основ психической деятельности имело обоснование *Ренэ Декартом* (1596-1650) рефлекторного механизма взаимоотношения организма и среды. Отождествляя животный

организм с работой несложных механизмов (машин), Декарт представлял, что все действия организма, как и происходящие в нем процессы, сводятся к механическому движению и управляются законами механики. Он считал, что под действием внешнего предмета на органы чувств натягиваются «нервные нити», идущие внутри нервных трубок к мозгу, и открываются клапаны, через которые из полостей мозга выходят в нервы потоки мелких час-тиц(«животные духи»), устремляющиеся к мышцам

7

и раздувающие их. Таким образом, через посредство нервной субстанции мозга, по Декарту, возникает двигательная реакция в ответ на внешнее воздействие. На основе рефлекторного механизма Декарт пытался объяснить поведение животных и просто автоматические действия человека. Однако, отмечая сходство в строении тела и функциях различных органов человека и животного, Декарт видел различие только в «разумной душе», которую «никак нельзя извлечь из свойств материи» и которая присуща только человеку. Введя понятие «высшего разума», независимого от материи, являющегося проявлением духовной субстанции, Декарт уступил идеализму и стал на путь дуалистического воззрения. Однако материалистическая сторона его учения сыграла в развитии физиологии огромную роль. Его схема связи между раздражением органов чувств и мышечной реакцией, несомненно, является прототипом учения о рефлекторной дуге.

Развивая материалистические идеи Декарта о рефлекторном принципе взаимодействия организма с внешней средой, прогрессивные ученые и философы XVII и XVIII вв. (Ж. Ламетри, К. Гельвеций, П.Гольбах, Д. Дидро, П. Кабанис, Д. Гартман, Дж. Пристли, М.В. Ломоносов, А.Н. Радищев и др.) решительно отстаивали возможность естественнонаучного объяснения всех без исключения психических явлений как у животных, так и у человека. Большое значение для развития этих взглядов имели возникшие в то время представления натуралистов о видовых признаках и появление классификации животного мира. Французский исследователь *Ф. Кювье* (1769-1832) впервые стал рассматривать поведение как видовой признак, связанный со степенью развития мозга. Он считал, что отдельным видам животных свойственны определенные формы инстинктивного поведения, что животным

8

присуща инстинктивная деятельность как врожденная, которая как неодолимая внутренняя сила направляет действия животного. Сравнивая строение мозга ряда животных (от грызунов до приматов), Ф. Кювье пришел к выводу, что с развитием мозга значение индивидуального опыта, обучения в жизни животных возрастает.

В начале XIX в. весьма прогрессивные идеи высказал выдающийся чешский анатом, физиолог и врач *Й. Прохазка* (1749-1820). Он впервые подошел вплотную к истинному пониманию физиологических механизмов высшей нервной деятельности. Говоря о психофизиологических исследованиях Прохазки, следует прежде всего отметить, что именно им в 1800 г. был введен в науку сам термин *«рефлекс»* (от лат. *«рефлексе»* — *отраженный)* и впервые дано классическое описание *рефлекторной дуги.* Основываясь на концепции Р. Декарта об отражении мозгом внешних воздействий, воспринимаемых нервной системой, Й. Прохазка развивает понятие рефлекса как принцип и распространяет принцип рефлекса на деятельность всей нервной системы, в том числе и на психическую деятельность.

К сожалению, прогрессивные взгляды Й. Прохазки о рефлекторном характере психической деятельности, не подкрепленные экспериментальными исследованиями, не получили широкого распространения и признания. Отсутствовали экспериментальные данные о механизмах деятельности головного мозга, которые могли бы натолкнуть на мысль о существовании рефлексов более высокого порядка, чем спинномозговые рефлекторные реакции. В связи с этим допускалось, что психическая деятельность осуществляется исключительно в силу внутренних, присущих только ей закономерностей и является независимой от физиологической деятельности нервной системы.

9

По существу, признавалось в организме человека и животных наличие двух начал: телесного (физиологического) и духовного (психического), наличие двух рядов функций: телесных (физиологических) и духовных (психических), обособленных и независимых друг от друга.

Во второй половине XIX в. *психология* стала самостоятельной областью знаний. Несомненно, дуалистические течения в экспериментальной психологии заметно тормозили исследования физиологических закономерностей психической деятельности. Последовательно

материалистическим взглядам на психическую деятельность противостояли не только идеализм, но и вульгарно-материалистические течения, упрощающие эту деятельность до механических и физико-химических процессов, а также антропоморфические тенденции. Постепенно материалистическое представление о психике завоевало место в науке, хотя и не без упорной борьбы.

В психологии выделяются перспективные направления: новая *экспериментальная психология* с установкой на внедрение объективных психофизических методов изучения психических явлений и *зоопсихология,* возникновение которой в значительной степени связано с именем *Ч.Дарвина* (1809—1882).

Эволюционное учение Ч. Дарвина, открытие им общебиологического закона непрерывности эволюционного процесса видообразования обусловили революцию в биологическом познании. Биология перешла на новый этап осознания объективной диалектики живой природы и диалектики способов ее исследования. Дарвиновская революция в биологии привела к изменению многих традиционных научных дисциплин (сравнительная анатомия, морфология и систематика животных и др.) и способствовала появлению новых дисциплин — физиологии человека и животных,

10

микробиологии, генетики, Ч. Дарвин своим учением создал научные предпосылки для сравнительного изучения поведения животных и человека. Его учение получило широкий резонанс в научных кругах естествознания и философии.

Конец XIX—начало XX вв. — это был период расцвета экспериментальной психологии, но и вместе с тем начало ее кризиса. Научный подход, ориентация на объективные методы исследования психических явлений (Э. Вебер, Т. Фехнер, В. Вундт) открывали широкие перспективы изучения функций мозга. Однако доминирование взгляда на психику как на особое явление, не имеющее ничего общего с физиологическими процессами, препятствовало этому. Противоречия между научными фактами и умозрительными объяснениями привели к распаду психологии на несколько направлений, пытавшихся преодолеть кризис, возникший в недрах этой науки.

Значительным событием в экспериментальной психологии конца XIX в. было появление нового направления — *бихевиоризма.* Один из основоположников бихевиоризма — американский психолог *Э. Торндайк* (1874-1949) — изучал поведение различных животных объективным путем. Животное помещалось в ящик и могло выйти из него к пище или на свободу, выучившись открывать дверцу. В результате наблюдений Торндайк сформулировал три главных закона обучения — *пользы, эффекта и упражнения.* Суть этих законов в том, что полезные действия животного в силу их связи с приятным чувством закрепляются, а вредные, вызывающие неприятные чувства, исчезают. Полезные действия становятся тем прочнее, чем больше организм в них упражняется. В отличие от *Д. Гартли* (1705-1757) и *Дж. Пристли* (1733-1804) — основоположников ассоциативной психологии, от своих предшественников-психологов, оперировавших понятием

11

ассоциации идей, Торндайк обратил внимание на ассоциацию между *стимулом и реакцией* организма как основу поведения животного. Хотя Торндайк в своих объяснениях экспериментальных фактов пытался ссылаться на нейрофизиологические представления о нервной системе как субстрате обучения, решение же проблемы сводилось, по существу, только к констатации того, что животные могут приобретать полезные навыки, закрепляющиеся в результате упражнения. Бихевиористы, проводя эксперименты, фокусировали внимание главным образом на внешних детерминантах (факторах, причинах) поведения и не исследовали мозговые процессы, возникающие в результате действия стимула, вследствие которых развивается ответная деятельность организма.

Возникновение *бихевиоризма* было прогрессивным явлением в истории психологии, нанесшим удар идеалистическим представлениям о психической деятельности. Это направление впервые показало, что ассоциация — связь не между идеями, а между стимулом и ответом организма. Однако отказ от изучения нервных механизмов поведения сильно сужал значение этого направления. Противоречие между результатами эксперимента и попытками их объяснить привело в 20-х гг. к разделению бихевиоризма на несколько ветвей. Так, одни считали, что вся психическая деятельность сводится к операциям, действиям *(Б. Скиннер),* а другие придавали исключительное значение мотивам, потребностям, побуждениям, стремлениям организма к цели

(Э. Толмен).
Позднее *необихевиористы* (30-60-е гг. XX в.) стали широко пользоваться достижениями нейрофизиологии, биологии, физики, химии, математики и их методиками при объяснении результатов своих экспериментов. Однако в методологических трактовках экспериментов необихевиористы недалеко ушли от родоначальников своего направления. Их убеждения
12
остались позитивистскими: связь стимула и реакции они понимают не как результат причинно-следственной зависимости, а как корреляционное отношение. Теоретическая несостоятельность направления является закономерным результатом базисной установки, восходящей к Уотсону, — на исключение сознания из психологии. Включение промежуточных переменных, природа которых понимается разными авторами различно, не освободило это направление от механицизма и натурализации человека. В психологии постепенно нарастает общее разочарование ортодоксальной позицией бихевиоризма, направленной на исключение психики из области научного исследования.
Иной подход к изучению психических явлений связан с направлением, получившим название гештальт-психологии. Представителями этого направления были главным образом немецкие психологи: К. Коффка (1886-1941), В. Кёлер (1887-1967), К. Левин (1890-1947) и др. Основная идея этих психологов состояла в том, что восприятие всегда целостно, а в связи с этим обучение должно рассматриваться не как образование ассоциации между стимулом и реакцией, а как некоторая «реорганизация перцептивной деятельности» (перцепция — восприятие). С точки зрения гештальтистов, бихевиористы незаслуженно упрощают взаимоотношения между восприятием организмом внешней среды и ответной реакцией организма. Целостное восприятие, по мнению сторонников этого направления, не может быть выведено из отдельных его частей, в нем всегда присутствует еще Нечто, некий фон, что характеризует своеобразие данного образа или, пользуясь терминологией К. Левина, данного перцептивного поля. Однако гештальтисты, так же как и бихевиористы, не пытались связывать свои представления с конкретными механизмами мозговой деятельности.
13
Первые научные познания физиологических механизмов деятельности мозга связывают с разработкой и систематическим применением метода экстирпации (удаления) отдельных частей нервной системы. Однако до 70-х гг. XIX в., как писал И.П. Павлов, не было даже никакой физиологии больших полушарий. В эти годы исследования Г. Фрича и Э. Гитцига по экстирпации и раздражению отдельных участков коры больших полушарий, а позднее исследования Ф. Гольца с удалением больших полушарий у собаки положили начало изучению функций коры головного мозга. Однако эти приемы дали материал лишь для общей и чисто внешней характеристики роли коры мозга, ничего не объяснив и даже не наметив путей в изучении закономерностей физиологической деятельности коры и подкорковых образований. Такое положение сохранялось в физиологии до конца XIX в.
Характеризуя состояние физиологии нервной системы к началу XX в., И.П. Павлов писал: «Что нам объясняют в поведении высших животных имеющиеся сейчас у физиологов факты относительно больших полушарий? Где общая схема высшей нервной деятельности? Где общие правила этой деятельности? Перед этими законнейшими вопросами современные физиологи стоят поистине с пустыми руками» [29, с. 19].
И.П. Павлову наука обязана всесторонними исследованиями физиологии головного мозга и созданием материалистического учения о высшей нервной деятельности.

§ 2. Предпосылки возникновения учения И.П. Павлова о физиологии высшей нервной деятельности

Учение И.П. Павлова о высшей нервной деятельности было создано на базе обобщения и дальнейшего
14
развития достижений естествознания за предшествующие периоды. Создание этого учения было подготовлено всем ходом развития познания деятельности мозга, и в первую очередь экспериментальной психологии и зоопсихологии, однако значительно большее влияние на него оказали успехи в физиологии центральной нервной системы. Учение И.П. Павлова тесно связано своими идейными корнями с развитием философии и естествознания в России.
Передовые русские мыслители XIX в., поднимая в своих трудах вопрос о путях всестороннего

изучения человека, прежде всего со всей решительностью подчеркивали, что человек представляет высшую ступень развития органического мира и не должен противопоставляться остальной природе, частью которой он является, подчиняясь всецело ее законам. Согласно взглядам русских революционных демократов XIX в. (В.Г. Белинский, Н.А. Добролюбов), психическая деятельность есть продукт высокоорганизованной материи — мозга; в ее основе лежат физиологические процессы, протекающие в головном мозге. Подчеркивая обусловленность психической деятельности условиями жизни, они, естественно, придавали большое значение в развитии мозга, в формировании его высших функций влияниям внешней среды, воспитанию.

Материалистические взгляды передовых русских мыслителей XIX в. оказали огромное влияние на развитие отечественной физиологии, пробудив живейший интерес к всестороннему изучению природы человека, к естественнонаучному анализу психической деятельности. Под влиянием этих взглядов находился, по его собственному признанию, также И.П. Павлов.

На формирование физиологических взглядов И.П. Павлова оказали большое влияние идеи, развиваемые основоположником отечественной медицины

15

С.П. Боткиным (1832-1889). Рассматривая человеческий организм во взаимосвязи с внешней средой, представляя (вслед за Сеченовым) деятельность организма как рефлекторную, Боткин подчеркивал ведущую роль нервной системы в регуляции функций организма, в поддержании его целостности и адаптации к среде. На основе клинических наблюдений Боткин высказывает идею «нервизма», в которой обосновывает роль психического фактора и других влияний через нервную систему в возникновении и развитии многих патологических нарушений и заболеваний, в их профилактике и терапии. Идея «нервизма», выражающаяся в непосредственной связи и влиянии нервной системы на деятельность всего организма как в норме, так и в патологии, несомненно, представляла благоприятную почву для развития павловского представления о деятельности нервной системы.

В разработке вопросов высшей нервной деятельности идейным вдохновителем И.П. Павлова, о чем он сам говорил неоднократно, являлся *И.М. Сеченов* (1829-1905). И.М. Сеченов впервые в истории естествознания высказал мысль о том, что сознание представляет собой лишь отражение реальной действительности и познание окружающей человека среды возможно лишь при помощи органов чувств, продукты которых являются первоначальным источником всей психической деятельности. И.М. Сеченов был, глубоко убежден, что первопричина всякого человеческого действия лежит вне его. Наблюдая за поведением и формированием сознания ребенка, Сеченов показал, как врожденные рефлексы с возрастом усложняются, вступают в разнообразные связи друг с другом и создают всю сложность человеческого поведения. Он писал, что все акты сознательной и бессознательной жизни по способу происхождения суть рефлексы.

16

Однако И.М. Сеченов не отождествлял психические явления с рефлексами, он говорил лишь о рефлекторном происхождении психических процессов, об их закономерной детерминированности (обусловленности) воздействиями условий внешней среды и прошлым опытом человека, о возможности и необходимости их физиологического, т. е. научного анализа.

Произвольные движения, согласно Сеченову [35], формируются в процессе индивидуального развития организма, путем повторных ассоциирований элементарных рефлексов. В результате организм обучается множеству таких действий, для которых ни плана, ни способа организации в его генетическом фонде нет. При помощи индивидуального опыта и повторения формируются простые и сложные навыки, знания, возникают представления, речь и сознание.

И.М. Сеченов пишет, что непосредственным началом рефлекса является чувственное возбуждение, вызываемое извне, а концом — движение, однако физиология должна изучать и середину рефлекторного акта, т. е. «психический элемент в тесном смысле слова», который очень часто, если не всегда, оказывается, по существу, не самостоятельным явлением, а интегральной частью всего процесса в целом, развивающегося в мозге по принципу ассоциации.

Развивая понятие ассоциации в чисто физиологическом смысле как связь между рефлексами, И.М. Сеченов указывал, что процесс ассоциирования «представляет обыкновенно последовательный ряд рефлексов, в котором конец каждого предыдущего сливается с началом последующего, во времени» [35, с. 65]. Цепь таких рефлексов обусловливается тем, что любая реакция организма на раздражения является в свою очередь источником новых раздражений, воздействующих на те или иные рефлекторные аппараты мозга и побуждающих их к ответной деятельности.

17

В этих положениях И.М. Сеченова о последовательной «стимуляции» рефлексов совершенно очевидно выражена *идея рефлекторной внутренней и внешней замкнутости* как функциональной основы связи между организмом и внешним миром. Дальнейшее конкретное свое развитие идея рефлекторного кольца получила в исследованиях *НА. Бернштейна* (1896-1966), которые он начал в 1929 г., заложив позднее теоретические основы современной биомеханики.

Согласно мнению И.М. Сеченова, мысль — это психический «рефлекс с задержанным окончанием», развивающийся по внутренней цепи ассоциированных рефлексов, а «психический рефлекс с усиленным окончанием» — это то, что обычно называют аффектом, эмоцией. Благодаря «психическому элементу», интегральной части рефлекторного процесса, организм может активно приспосабливаться к среде, уравновешивать ее, саморегулироваться, проявляя широкое многообразие поведенческих реакций.

В своих трудах («Рефлексы головного мозга», «Предметная мысль и действительность», «Элементы мысли», «Кому и как разрабатывать психологию? » и др.) И.М. Сеченов аргументированно раскрывает, что ассоциативные процессы мозга чрезвычайно многообразны, крайне подвижны, взаимообусловлены, переплетены между собой. С каждым новым раздражением они усложняются, уточняются, приобретают качественно новый вид и новую форму. При этом обнаруживается, что малейший внешний намек на часть влечет за собой воспроизведение целой ассоциации.

Прогресс психики, по Сеченову, обусловлен усовершенствованием нервной организации мозга, его историческим (эволюционным) и индивидуальным развитием и осуществляется *по принципу усложнения ассоциативного процесса.*

18

С деятельностью больших полушарий головного мозга И.М. Сеченов связывает четыре категории: инстинкты (внутреннее побуждение), осмысленное чувствование, осмысленное движение и согласование двух последних в осмысленное действие (поведение). Правда, за счет каких механизмов все это происходит, еще неизвестно, подчеркивает Сеченов.

Открытие одного из фундаментальных механизмов деятельности мозга — *центрального торможения* — механизма, совершенно необходимого для точной координированной деятельности нервной системы, а также экспериментальные факты и тонкая наблюдательность позволили И.М. Сеченову выдвинуть постулат о непременном существовании по крайней мере трех основных механизмов, формирующих целостную деятельность мозга. Это: 1) деятельность «чисто отражательного аппарата» (анализаторов), т. е. совокупность структур, обеспечивающих преобразование воздействий среды в нервные сигналы, их переработку и передачу к исполнительным органам (так называемые специфические системы мозга); 2) механизмы «центрального торможения» ; 3) деятельность особых «станций усиления» рефлекторных актов. Однако почти целое столетие после выхода в свет книги И.М-. Сеченова «Рефлексы головного мозга» оставалась не вполне ясной морфологическая и функциональная сущность «тормозящих» и «усиливающих» центров в интегративной деятельности мозга, выступивших в форме допущений. Лишь в 1949 г. выдающийся американский физиолог Г. Мэгун совместно с итальянским исследователем Г. Моруцци сделали открытие, которое существенно изменило представления о строении и принципах функционирования мозга, и подтвердили предвидения И.М. Сеченова.

Замечательная книга И.М. Сеченова «Рефлексы головного мозга», по выражению И.П. Павлова, «гениальный взмах русской научной мысли», перевернула

19

мировоззрение целого поколения ученых, указала новые пути в науке. Идеи о рефлекторном принципе деятельности мозга, высказанные в ней, стали фундаментом учения о высшей нервной деятельности животных и человека которое было создано И.П. Павловым, и его физиологической школой.

Развивая идеи Сеченова, Павлов открыл совершенно особый класс проявлений работы головного мозга — *условные рефлексы.* Именно в этих рефлексах закрепляется и реализуется индивидуальный опыт высших живых существ от элементарных поведенческих актов до грандиозной системы специально человеческих речевых сигналов. Павловское учение подняло рефлекторную теорию на качественно новую ступень, поставило эту теорию на незыблемую почву точных экспериментальных фактов.

§ 3. Предмет и задачи физиологии высшей нервной деятельности

Для современных представлений о работе мозга решающим явилось открытие И.П. Павловым

принципа условнорефлекторной связи — *условного рефлекса* — этой своеобразной функциональной единицы, основного и наиболее характерного вида деятельности головного мозга, основы, на которой в конечном итоге строится высшая нервная деятельность, почти все поведение высокоразвитого организма. «Центральное физиологическое явление в нормальной работе больших полушарий, — писал Павлов, — есть то, что мы назвали условным рефлексом. Это есть временная нервная связь бесчисленных агентов окружающей животное среды, воспринимаемых рецепторами данного животного, с определенными деятельностями организма. Это явление в психологии называют ассоциацией» [29, с. 603].

20

Новый класс рефлексов, открытый И.П. Павловым, является механизмом срочной и пластической перестройки поведения, деятельности организма в соответствии с изменениями среды. Основным физиологическим фондом, на базе которого формируются условнорефлекторные, или временные, связи, являются врожденные, или, как Павлов их назвал, безусловные рефлексы.

Безусловный рефлекс — это врожденная видоспецифическая реакция организма, рефлекторно возникающая в ответ на специфическое воздействие раздражителя, на воздействие биологически значащего (боль, пища, тактильное раздражение и т. д.) стимула, адекватного для данного вида деятельности. Безусловные рефлексы связаны с жизненно важными биологическими потребностями и осуществляются в пределах стабильного рефлекторного пути. Они составляют основу механизма уравновешивания влияний внешней среды на организм. Безусловные рефлексы возникают на непосредственные сенсорные признаки адекватного для них раздражителя и, таким образом, могут быть вызваны сравнительно ограниченным числом раздражителей внешней среды.

Совпадение во времени любого стимула, воспринимаемого органами чувств, с действием факторов, вызывающих врожденный рефлекс, придает этому индифферентному («безразличному») раздражителю сигнальное значение, т. е. значение связи с той или иной потребностью организма. Этот ранее индифферентный раздражитель становится условным сигналом к определенной деятельности и может самостоятельно ее вызывать. Таким образом, условнорефлекторная связь в противоположность безусловнорефлекторной не является врожденной и образуется в результате обучения.

21

Условный рефлекс — это индивидуально приобретенная реакция организма на ранее индифферентный раздражитель, воспроизводящая безусловный рефлекс. В основе условного рефлекса лежит формирование новых или модификация существующих нервных связей, происходящие под влиянием изменений внешней и внутренней среды. Это временные связи, которые тормозятся при отмене подкрепления, изменении ситуации.

Условные рефлексы как индивидуально приобретаемый опыт безгранично расширяют возможности животных и человека реагировать любым видом деятельности на все многообразие стимулов внешней среды. Обширный репертуар условных рефлексов обогащается более сложными формами условнорефлекторной деятельности. Конкретные формы условных рефлексов, индивидуального приспособления могут быть весьма различными. Здесь и непосредственная связь сигнала с реакцией, и связь индифферентных раздражителей (ассоциация), и сложнейшие цепные рефлексы, и образование систематизированных комплексов реакций (динамический стереотип), и переключение условных сигналов, имеющих в зависимости от обстановки то одно, то другое значение. И так вплоть до особых обобщенных речевых сигналов у человека (слово как сигнал, символ значащего раздражителя — вторая сигнальная система).

Условный рефлекс в том смысле, в каком о нем говорил И.П. Павлов, представляет собой не частный случай, не одну из многочисленных способностей мозга, а универсальный принцип, функциональный «кирпичик» грандиозного здания высшей нервной деятельности животных и человека.

В процессе эволюции животных, филогенетического развития мозговых структур соотношение врожденных и приобретенных реакций закономерно меня-

22

ется: в поведении беспозвоночных и низших животных врожденные формы деятельности преобладают над приобретенными, а у более развитых животных начинают доминировать индивидуально приобретенные формы поведения, которые непрерывно развиваются, усложняются и совершенствуются. Исходя из этого, И.П. Павлов вводит разделение понятий высшей нервной деятельности и низшей нервной деятельности.

Высшая нервная деятельность была определена как условнорефлекторная деятельность ведущих

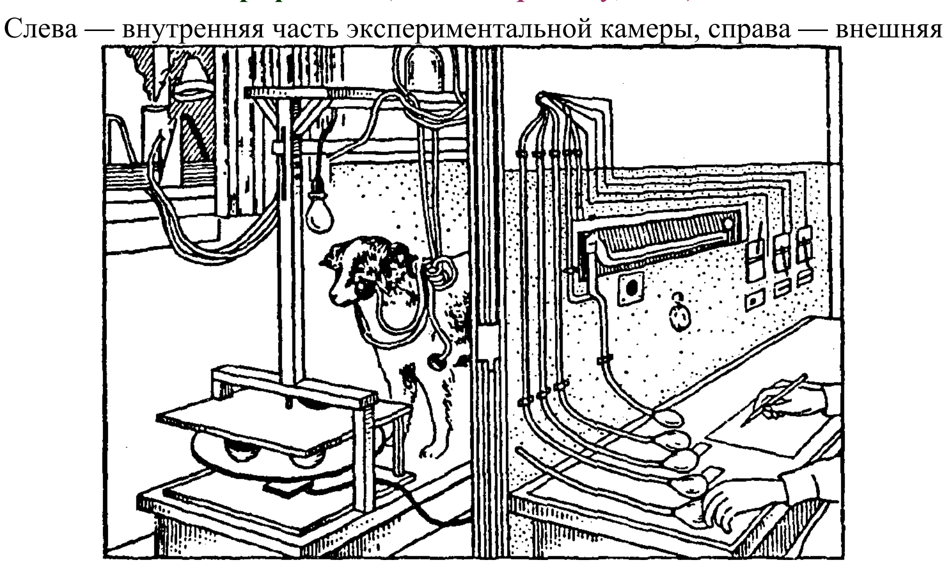
отделов головного мозга (у человека и животных — больших полушарий и переднего мозга), обеспечивающих адекватные и наиболее совершенные отношения целого организма к внешнему миру, т. е. поведение. *Низшая нервная деятельность* определена как деятельность низших отделов головного и спинного мозга, заведующих главным образом соотношениями и интеграцией частей организма между собой.

При помощи условного рефлекса как функционального индикатора И.П. Павлову и его ученикам удалось весьма тонко исследовать структурные и функциональные единицы высшей нервной деятельности. Индикатором формирования и функционирования условнорефлекторных ассоциативных связей в большинстве случаев экспериментов павловской школы служила величина секреции слюнной околоушной железы собаки (рис. 1). И.П. Павловым и его учениками были установлены факты и разработаны основные теоретические положения о динамической локализации функций в коре больших полушарий, о корковом представительстве безусловных рефлексов, о функциональной мозаике кортикальных структур, о корковых и подкорковых механизмах динамики основных нервных процессов. Были выявлены и детально изучены закономерности, правила образования

23

Рис. 1. **Экспериментальная установка по выработке классических условных слюнных рефлексов** ***(по Э.А.Асратяну, 1974).***

Слева — внутренняя часть экспериментальной камеры, справа — внешняя



временной связи, аналитико-синтетическая деятельность коры больших полушарий и т. д. Позднее получили физиологическое обоснование и такие сложные процессы, как память, ассоциации, различные формы обучения, эмоции, функциональные состояния, характер, речь, мышление, сознание. Шло дальнейшее развитие категориального, понятийного аппарата. Бурный расцвет физиологии высшей нервной деятельности за последние 20 лет подтверждает правильность идейной и методологической основы этой науки. Физиология высшей нервной деятельности, которую И.П. Павлов [29] называл «физиология психической деятельности», в настоящее время определилась как наука о мозговых механизмах поведения и психики.

24

С целью познания высших функций мозга современные исследователи обратились к изучению системных и межсистемных механизмов деятельности мозга, выявлению роли отдельных структур мозга, к молекулярным, клеточным и субклеточным основам его функционирования (рис. 2). В настоящее время используется широкий ассортимент методических приемов регистрации активности мозговых образований: электроэнцефалография, метод вызванных потенциалов, оптические и электрофизиологические методы регистрации мультиклеточной активности популяции нейронов, а также различные приемы внеклеточной и внутриклеточной стимуляции и регистрации активности отдельного нейрона (рис. 3). Электрофизиологические и нейрохимичесие методы, электронно-микроскопическая и вычислительная техника позволяют современным исследователям накапливать сведения о внутримозговых процессах, обусловливающих поведение, психические процессы и состояния. При этом достижения классической физиологии высшей нервной деятельности, ее принципы не отвергаются, а уточняются и становятся базой дальнейшего познания высших функций мозга.

Успехи физиологии высшей нервной деятельности оказали широкое влияние на развитие наук о мозге и поведении. В последние годы в мировой науке отчетливо выражена тенденция к интеграции сведений, полученных в смежных областях знания, и созданию на этой почве системы нейронаук. Таким образом, физиология высшей нервной деятельности оказалась тесно связанной с психофизиологией, нейропсихологией, сравнительной психологией, нейрофизиологией, генетикой поведения и другими областями знаний, составляющими систему нейронаук.

25

Рис. 2. **Экспериментальная процедура обучения животного и пример регистрации одновременной нейронной активности**

(по А.А. Пирогову,А.А. Орлову, 1977); на *I*: *1* — лампа-вспышка (предупреждающий сигнал), 2 — тубус для подачи пищи, *3* — педаль, *4* — лампа (условный сигнал), 5 — прозрачное окно с подвижным экраном, *6* — электродная система; на *II*: *А, Б, В* — динамика нейронной активности, *Г* — электромиограмма (ЭМГ), *Д* — отметки сигналов (*1* — предупреждающий, *2-3* — условный, *4* — пусковой — отодвигание экрана, 5 — нажатие на клавишу). Калибровка времени 2 с

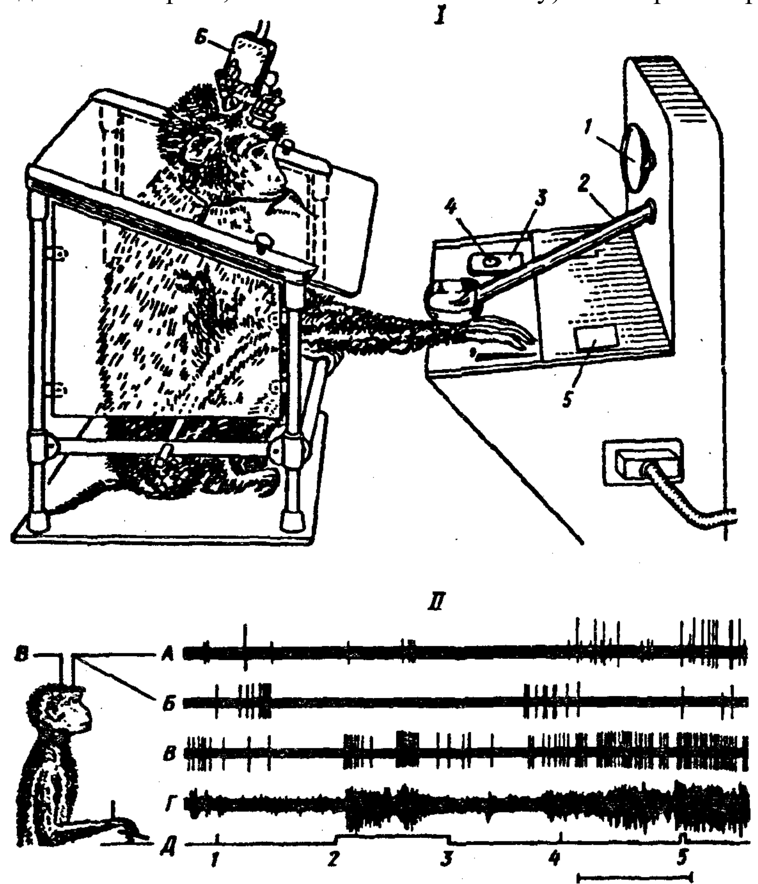


Рис. 3. **Приемы анализа нейронной и суммарной активности мозга**

А — виды обработки активности популяций нейронов. Обозначения: ms — межспайковый интервал в мс, n — число одинаковых интервалов; wl-w2 — уровни амплитуды, t — время в мс; анализ формы спайка по допускаемым критериям (±с), Б — вызванный потенциал (ВП), В — электроэнцефалограмма: 1 — бета-ритм, 2 — альфа-ритм, 3 — фоновая активность ЭЭГ, 4 — дельта-ритм,
5 — тета-ритм

Глава II ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ И ПРИНЦИПЫ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Истоки учения И.М. Сеченова о рефлекторном принципе деятельности мозга, открытие нового объективного метода исследования физиологии больших полушарий, естественнонаучная культура мышления, необычайное трудолюбие и увлеченность позволили И.П. Павлову не только значительно опередить своих современников в анализе механизмов высших функций мозга, не только конкретно разработать закономерности и динамику развития основных актов высшей нервной деятельности, но и создать теоретическую основу науки о высшей нервной деятельности, предвосхитив ее перспективы на будущее.

§ 1. Основы теории рефлекторной деятельности

Исходный базовый принцип физиологии высшей нервной деятельности составляет основной закон биологии — *единство организма и среды.* Этот закон предусматривает приспособительную изменчивость организма относительно среды.

Современная нейробиология идет по пути обоснования диалектического единства организма и среды, структуры и функции, субстрата и его свойств. Не может быть функции, свойства вне их локализации в определенной структуре, субстрате, и наоборот. При этом все биологические объекты рассматриваются как органически целостные системы. Целостный организм характеризуется функциональной взаимосвязанностью компонентов («частей»), каждый из кото-

рых обладает спецификой и вместе с тем строгой подчиненностью целому.

Живой организм находится в состоянии подвижного равновесия с окружающей средой. Его морфофизиологическая, структурно-функциональная целостность обусловливается процессами обмена веществ, а также процессами саморегуляции и управления. Саморегулирование внутренней среды организма в его взаимодействии с внешними факторами, самонастройка на наиболее эффективный режим функционирования реализуются в зависимости от свойств сложно дифференцированного целого. Сущность учения И.П. Павлова находится в полном соответствии с принципами материалистической методологии.

В свое время И.П. Павлов писал, что многие просчеты физиологии связаны с тем, что «представление об организме как целой системе коренится в нас недостаточно прочно» [30, т. II,

кн. 2, с. 418]. «Только имея в виду целое, нормальный ход работы в том и другом отделе организма, — писал И.П.Павлов, — мы без труда отличаем случайное от существенного, искусственное от нормального, легко находим новые факты, часто быстро замечаем ошибки. Идея общей, совместной работы частей проливает яркий свет на всю исследуемую область» [там же, с. 258]. «...Вы видите, как все уравновешивается в организме! Это вполне понятно, так как организм — система, а в системе все должно быть согласовано» [там же, с. 180]. Цитированные выше, как и многие другие, места из научных работ И.П. Павлова явно противоречат утверждениям многих современных авторов о том, что Павлов якобы рассматривал организм не как целостную систему, а как агрегат частей, что у него не было системного подхода.

И.П. Павлов работал над конкретной функциональной системой (сердечно-сосудистой, пищеварительной) при помощи специфических для его времени методов

29

и методик, но он не ставил задачу изучения особенностей системы как таковой. Он разработал объективный метод исследования нервной деятельности и пользовался системно-методическим подходом, который является в его учении подлинно материалистическим. Павлов четко представлял, что для исследования какой-либо деятельности (функции) организма необходимо выделить ее как целое, как систему, в рамках которой она имеет: а) биологический смысл; б) присущие ей специфические свойства и механизмы; в) отдельные составные структурные элементы, определенные связи между которыми составляют эту целостность.

Исследование отдельных функций И.П. Павлов проводил с позиций *системной организации.* Он рассматривал функции организма как «саморегулирующиеся системы», в которых гомеостаз является одним из основных механизмов регуляции постоянства внутренней среды организма. Хотя он не пользовался термином «гомеостаз» (этот термин ввел в науку в начале 30-х гг. нашего века американский физиолог У .Б. Кеннон), но фактически изучал те закономерности, которые составляют содержание современного учения о гомеостазе. Он пользовался понятием «постоянство внутренней среды организма», введенным в обиход физиологического исследования современником Павлова К. Бернаром, по своему смыслу тождественным термину «гемеостаз».

Уже в своих ранних исследованиях по физиологии сердечно-сосудистой и пищеварительной систем И.П. Павлов руководствовался принципами, лежащими в основе представлений о саморегуляции функций организма. Явления саморегуляции имеют место только в целостных системах, где процессы характеризуются поэтапным развитием: конец одного звена целостной системы как бы стимулирует начало развертывания другого звена, и так до выполнения целостного

30

биологически важного приспособительного акта. При этом последовательно развертывающиеся звенья целостного процесса имеют по отношению друг к другу характер «противоположностей» (усиление одного приводит к ослаблению другого), что лежит в основе саморегуляции целостной системы, и, что особенно важно, в основе саморазвития.

Сущность павловского учения состоит не в одностороннем воздействии среды на организм, а в активном взаимодействии. Процесс активного взаимодействия организма со средой проявляется в физиологических формах отражения (материальных жизненных процессах). Физиологическое отражение знаменовало переход от неживой природы к живой. Общее свойство живой материи — *раздражимость* — в процессе эволюции обогатилось *чувствительностью, возбудимостью, переживаемостью* и пр. В результате скачка от раздражимости к переживаемости на физиологической основе возникла *психическая форма отражения.* Процесс отражения является результатом не воздействия, а взаимодействия, т. е. результатом процессов, идущих как бы навстречу друг другу. Один из них есть процесс воздействия раздражителя на организм, другой — активность самой живой системы по отношению к воздействующему стимулу.

Активное взаимодействие организма и среды осуществляется по рефлекторному принципу. И.П. Павлов очень четко раскрывает этот тезис. Уравновешивание организма с внешней средой осуществляется благодаря безусловно-рефлекторной деятельности нервной системы. Безусловные рефлексы (как простые, так и сложнейшие — инстинкты) возбуждаются как внутренними агентами, так и внешними, что и обусловливает совершенство уравновешивания. Но достигаемое с помощью безусловных рефлексов равновесие организма и среды было бы совершенно толь-

31

ко при абсолютном постоянстве внешней среды (гармонии внешних стимулов внутренним потребностям организма). А так как внешняя среда при своем чрезвычайном разнообразии вместе

с тем находится в постоянном колебании, то безусловных рефлексов как устойчивых, «жестких» нервных связей оказывается недостаточно. Появляется необходимость дополнения их условными рефлексами, временными связями [28; 29].

Условные рефлексы, приобретаемые организмом в определенных условиях в форме индивидуального опыта, способны изменяться и даже «исчезать», если отсутствуют вызвавшие их условия, изменилась ситуация. Условные рефлексы (временная связь) являются универсальным приспособительным механизмом, обеспечивающим пластичные формы поведения.

В основе приспособительной изменчивости организма лежит координация функций, осуществляемая при помощи рефлекторной, в свою очередь строго координированной деятельности мозга. Рефлекторная деятельность мозга, возникающая в ответ на внешние воздействия, является всегда реакцией всей центральной нервной системы. Постоянно возникающие изменения внешней среды отражаются в непрерывных динамических перестройках реакций мозга, осуществляемых по рефлекторному принципу.

Таким образом, *рефлекс* — не раз навсегда заданный, сверхжесткий акт, а целостная саморегулирующаяся система. Гибкость рефлекса проявляется там, где есть несоответствие действия вызвавшей его причине. Неадекватное соотношение рефлекса внешним факторам заключается в том, что детерминантами (причинной обусловленностью) рефлекса являются не только текущие внешние воздействия, но и внутреннее состояние организма, определяемое в первую очередь наличием актуализированной потребности. В таком понимании рефлекса находит воплощение не

только идея о внешней детерминации, но и принцип внутренней детерминации — самодетерминации как основы активности организма. Одним из важнейших механизмов внутренней детерминации рефлекторной деятельности организма являются потребности и связанное с ними мотивационное поведение. П.В.Симонов через активное рефлекторное взаимодействие механизмов внешней и внутренней детерминант определяет поведение как форму жизнедеятельности, которая изменяет вероятность и продолжительность контакта с внешним объектом, способным удовлетворить имеющуюся у организма потребность [37].

Согласно рефлекторной теории Сеченова—Павлова причина любого рефлекторного акта лежит вне его. И.П. Павлов делает очень важное замечание, что благодаря условным рефлексам явления внешней среды то отражаются в деятельности организма, то остаются для него индифферентными, незначащими. Иначе говоря, благодаря условным рефлексам организм активно избирательно относится к окружающей действительности. И.М. Сеченов утверждал, что чем выше чувственная организация организма в эволюционном ряду, тем шире сфера его жизненной среды, тем большая согласованность его жизненных потребностей с условиями среды. Это положение И.М. Сеченова нашло дальнейшее развитие в трудах его идейных и научных последователей (И.П. Павлова, Н.Е. Введенского и А.А. Ухтомского). Оценивая биологический смысл рефлекторных реакций, А.А. Ухтомский, в частности, подчеркивал, что рефлекс — это менее всего механизм устранения вызвавшей его причины и возвращения организма к некому безликому равновесному состоянию. Если бы это было так, то в процессе эволюции рефлекс выступал бы не как фактор прогрессивного развития высших животных, а как фактор регресса. На деле же рефлекс выступает как аппарат, с помощью

которого организм деятельно идет навстречу среде, осваивая и расширяя ее сферу в своих интересах. Рефлекс выступает, таким образом, как физиологический механизм активности организма. В рефлекторной реакции диалектически сочетаются принципы реактивности и активности.

Вырабатывая условный рефлекс, организм активно «преобразует» свою среду, превращая условный раздражитель в физиологический фактор среды. Условный рефлекс образуется как в элементарном, так и в сложнейших комплексах на основе безусловных рефлексов. Он образуется из всевозможных агентов внутренней и внешней среды. Отсутствие у условного рефлекса «обязательного» рецептивного поля и «гарантированная» возможность установления связи (точнее взаимосвязи) между любым рецепторным аппаратом и любым безусловным центром являются одной из главных предпосылок «свободы» организма, его активности [45].

Предпосылкой образования условного рефлекса является особое отношение организма к раздражителю.

На ранних этапах эволюции, когда организм еще непосредственно связан со средой, любое

воспринимаемое воздействие извне вызывает ответную деятельность, т. е. ответная безусловная реакция является единственной формой восприятия раздражителя. Круг воспринимаемых раздражителей ограничен, соответственно ограничен и репертуар возможных ответных действий. По мере эволюционного развития организмов, усложнения и дифференцирования его взаимоотношений со средой возрастает и репертуар возможных ответных деятельностей и соответственно расширяется сфера воспринимаемых раздражителей. И наконец, приобретается возможность воспринимать раздражитель, но не реагировать на него в прежнем «безусловном» значении для организма (воспринимать его как

34

индифферентный), иными словами, возникает способность адаптироваться к действию раздражителей. В процессе эволюции с совершенствованием центральной нервной системы способность воспринимать, но не «реагировать» преобразуется в особую форму безусловной нервной деятельности — ориентировочный рефлекс. Эта специализированная форма деятельности направлена на сенсорное выделение нового объекта, оценку значимости этого раздражителя.

Воспринимаемый, но индифферентный, безответный раздражитель, временно утративший способность вызывать собственную реакцию, может приобрести любое сигнальное значение. Индифферентный раздражитель, став сигналом к новой деятельности, входит в функциональную структуру условного рефлекса. *Формирование условного рефлекса* путем придания индифферентному раздражителю «нового», сигнального значения есть проявление особой высшей формы активности организма.

Со времен И.П. Павлова критиковалась рефлекторная теория деятельности нервной системы. Так, неоднократно высказывалась точка зрения, что принцип рефлекторной дуги якобы игнорирует принцип активности организма и, таким образом, является выражением механистической причинности в деятельности организма (по схеме «стимул—реакция»). Однако учение И.П. Павлова включало идею, что выражением действительных отношений является не «рефлекторная дуга», а принцип « рефлекторного кольца», движение по которому может быть начато в любой его точке (а следовательно, и изнутри) и который таким образом отражает «активность» организма, идущего не на поводу у среды, а активно преодолевающего ее изменения. Согласно одному из широко известных представлений преобразование рефлекторной дуги в рефлекторное кольцо может осуществляться за счет «обратной

35

афферентации» от исполнительных органов к нервным центрам. По концепции Н.А. Бернштейна [5] вклад «обратной афферентации» в рефлекторный акт приводит к формированию механизма сличения реальных результатов действия с ожидавшимися. Это сличение реализуемого действия с моделью «цели действия», с моделью «потребного будущего» осуществляется, таким образом, по принципу «нервного кольца», и является, по П.К. Анохину [1], завершением рефлекторного акта, целенаправленного поведения.

Однако при ближайшем рассмотрении «рефлекторное кольцо» оказывается не чем иным, как системой классических рефлекторных дуг, а «обратная афферентация» не просто завершает данный рефлекторный акт, а представляет собой начальное, афферентное, звено следующего рефлекторного акта. Сличение реальных результатов действия с ожидавшимися не является самоцелью, оно осуществляется для достижения полезного приспособительного эффекта. Последний достигается, разумеется, не сличением, а действием. В случае же, если «обратная афферентация» сигнализирует о недостаточности осуществленных действий, она опять-таки выступает как афферентное звено нового, корригирующего, рефлекса [17].

Мысль К. Бернара о «кольцеобразной замкнутости» организменных процессов оказалась, безусловно, плодотворной. Большое внимание ей уделял и Сеченов; именно ему принадлежит открытие циклически повторяющихся рефлекторных процессов, на базе которых возникают оценочные чувствования, выступающие в качестве регуляторов движений, приспособительных, полезных действий.

Правда, критики рефлекторной теории «рефлекторное кольцо» называют «цепным рефлексом», в котором якобы отсутствует «оценочное звено» действия или поведенческого акта, осуществляемое по

36

принципу «обратной афферентации». В рефлекторной теории Сеченова—Павлова давно учтена роль так называемой «обратной связи» (как внешней, так и внутренней), за счет которой порождается активная деятельность организма, избирательное его отношение к окружающей

действительности. И.П. Павлов писал, что если в поведении организма главенствующую роль играли бы абсолютно замкнутые кольцеобразные процессы, то развитию организма пришел бы конец, они были бы «огромной помехой для сношения коры с внешним миром, почти исключили бы эту их наиглавнейшую роль» [30, т. III, кн. 2, с. 160]. Организм, по Сеченову и Павлову, — это в одно и то же время и постоянно «кольцеобразно замкнутая» система, и постоянно «скачкообразно разомкнутая», к чему ее вынуждают постоянно непрерывно-прерывные взаимоотношения с окружением.

И.П. Павлов отмечал, что нельзя чрезмерно преувеличивать роль «обратно направленной связи», в частности идущей от кинестетических реакций, двигательных актов. Если бы обратные (проприоцептивные) афферентные сигналы от всех движений действительно поступали в достаточной степени в большие полушария, то при их массе они являлись бы огромной помехой для сношения коры с внешним миром.

Моменты постоянной «кольцеобразной замкнутости» и постоянной «скачкообразной разомкнутости» представляют собой единый диалектический процесс жизнедеятельности организма. Первый момент обусловливает собой относительную устойчивость (гомеостатичность), повторяемость и тем самым выполняет функцию сохранения организма (самодетерминацию, внутреннюю детерминацию). Этим объясняется устойчивость отдельного организма и его вида в целом. Напротив, момент «скачкообразной разомкнутости» представляет собой движущую сторону процесса

37

изменения и прогрессивного развития; прерывистость кольцеобразной замкнутости приводит к возникновению качественно новых кольцевых процессов, нового качества вообще, т. е. является истинно движущим моментом, благодаря чему совершенствуется организм, осуществляется процесс эволюции. Такова диалектика этой проблемы.

Основные черты полной рефлекторной теории И.П. Павлов сформулировал в своей знаменитой работе «Ответ физиолога психологам» (1932). Из всего комплекса принципов, на которых создана рефлекторная теория высшей нервной деятельности, он выделил три основополагающих принципа: принцип детерминизма, принцип структурности и принцип анализа и синтеза.

Первый принцип — принцип детерминизма (причинности) гласит: «Нет действия без причины». Всякая деятельность организма, каждый акт нервной деятельности вызван определенной причиной, воздействием из внешнего мира или внутренней среды организма. Целесообразность реакции определяется специфичностью раздражителя, чувствительностью организма к раздражителям. Результатом рефлекторной деятельности, ее естественным завершением является подчинение внешних условий потребностям организма. Рефлекторный акт — это прежде всего практическое взаимодействие между организмом и средой. Всякая деятельность организма, какой бы сложной она ни казалась, всегда есть причинно обусловленный, закономерный ответ на конкретные внешние воздействия.

Согласно *второму принципу — принципу структурности* — в мозге нет процессов, которые не имели бы материальной основы, каждый физиологический акт нервной деятельности приурочен к структуре.

По Сеченову и Павлову, принцип структурности — это прежде всего принцип расположения «действий

38

силы» внешних раздражителей в пространстве мозга, приурочение динамики нервных процессов к структуре. В филогенезе внешние раздражения, многократно повторяясь однотипным системным образом, задействуют в организме определенную морфофизиологическую структуру, которая затем передается из поколения в поколение (генетически детерминированно). Она соответствует более или менее постоянным отношениям окружающей действительности. Такую морфофизиологическую структуру, реализующую безусловно-рефлекторную деятельность, И.П. Павлов назвал врожденной.

Окружающая действительность вечно изменяется и преобразуется, и вследствие этого раздражители никогда не бывают тождественными, соответственно изменяется и преобразуется морфофизиологическая структура нервной деятельности. Ту «часть» структуры, которая находится в постоянном динамическом преобразовании, Павлов назвал «динамической, функциональной структурой». Применительно к нервным структурам первая (т. е. врожденная) — это структура постоянных нервных связей (субстрат безусловных рефлексов). Вторая (т. е. динамическая, приобретаемая в индивидуальном развитии) — это структура временных связей

(субстрат условных рефлексов), или, иначе, динамическая функциональная структура нервной деятельности. Соотношение этих структур постоянных и динамических нервных связей представляет тот единый нервный субстрат, на котором действуют «силы» внешних раздражителей, который сплошь занят нервными процессами, представляющими собой не что иное, как процесс анализа и синтеза раздражителей по их значению, по их смыслу для жизнедеятельности организма.

Все нервные функции приурочены к морфофизиологической структуре. Причем структура сама по себе

39

содержит в виде следов прошлых раздражении своеобразную динамику, которой соответствуют определенные смысловые значения окружающей действительности, отражавшиеся в прошлом. Обучение в любой его форме есть изменения в мозговом субстрате, а структура дает возможность накопления истории взаимоотношений организма и среды, она обеспечивает возможность хранения и воспроизведения индивидуального опыта. Благодаря тому, что структура дает возможность хранить и во времени воспроизводить смысловые значения предметных отношений действительности, возникает возможность ориентироваться как в прошлой и настоящей действительности, так и в будущей.

Третий принцип — принцип анализа и синтеза раздражителей внешней и внутренней среды. Иными словами, в мозге непрерывно происходит анализ и синтез как поступающей информации, так и ответных реакций. В результате организм извлекает из среды полезную информацию, перерабатывает, фиксирует ее в памяти и формирует ответные действия в соответствии с обстоятельствами и потребностями.

Примером процесса синтеза является формирование любого условного рефлекса. Аналитическая деятельность мозга заключается в избирательном реагировании на отдельные составляющие внешних воздействий. Оба эти процесса обусловливаются тем, что, с одной стороны, специализированные рецепторы, анализаторы обеспечивают избирательную реакцию на отдельные сигналы среды *(анализ,* дифференцировку сигналов), с другой стороны, обеспечивают целостное восприятие всей совокупности воздействий *(синтез* сигналов).

Принцип анализа и синтеза в рефлекторной деятельности охватывает всю область динамических процессов превращения внешних воздействий во внутрен-

40

нюю и внешнюю деятельность, приспосабливающую организм к окружающей действительности. К этим процессам относятся возбуждение и торможение, функциональное замыкание и размыкание нервных связей, качественные переходы одних состояний в другие и т. д., то есть принцип анализа и синтеза охватывает всю высшую нервную деятельность и, следовательно, все психические явления.

Как конкретное проявление анализа и синтеза поступающих извне раздражителей И.П. Павлов рассматривал борьбу рефлексов и все связи, возникающие на основе этой борьбы. При этом процесс анализа и синтеза всякий раз принимает новое течение, переключается то в одном, то в другом рефлекторном направлении и представляет собой крайне гибкий, подвижный процесс. Каждый момент изменения среды действует на организм все новой и новой комбинацией своих отношений, которые необходимо « отразить », оценить с точки зрения их значения для физиологической деятельности организма. Нервная система, аккумулировав все прежние влияния внешней среды и будучи приведенной внешними раздражителями в деятельное состояние, постоянно оказывает огромное влияние на общий итог, синтез, баланс высшей нервной деятельности.

Именно поэтому И.П. Павлов, высоко оценивая роль внутренней среды организма, внутренние детерминанты (диалектику самой внутренней организации), в противоположность бихевиористам, рассматривал поведение организмов не как «алгебраическую сумму» внешних воздействий, а как активное преобразование внешнего во внутреннее, как активный анализ и синтез всех влияний, идущих от организма и внешних воздействий, как активное приспособление организма к окружающим условиям существования.

Анализ и синтез — это всегда взаимосвязанные, одновременные и неотделимые друг от друга процессы.

41

В своем историческом развитии анализ и синтез проходят ряд ступеней. Внутри каждой ступени эволюционного развития нервной системы имеются, конечно, свои специфические формы анализа

и синтеза, соответствующие конкретным задачам животных, конкретным условиям их развития и обитания, а также возрастным особенностям.
Анализ и синтез особенно сложно протекают у человека, у которого в связи с его словесным мышлением вводится качественно новый двухсигнальный принцип высшей нервной деятельности. Корковый анализ и синтез здесь делится на низший и высший. Низший анализ и синтез присущ первой сигнальной системе. Высший анализ и синтез — это анализ и синтез, осуществляющийся совместной деятельностью первой и второй сигнальных систем при обязательном участии осознания предметных отношений действительности.
Любой процесс анализа и синтеза обязательно включает в себя в качестве составной части свою завершающую фазу — результаты действия. И.П. Павлов показал несостоятельность взгляда В. Кёлера о том, что обезьяна якобы «мыслит» в момент кратковременных перерывов между действиями. Напротив, все мышление обезьян, по Павлову, сплошь проявляется в действии, в результатах совершенных действий, все оно сплошь «ручное».
Человек поднялся на высшую ступень эволюции благодаря исключительно дробному анализу и синтезу своих «ручных» действий, результатов этих действий. У человека это относится не только к анализу и синтезу действия рук, результатам его трудовой деятельности, но и к анализу и синтезу движений, речи. Речедвигательный анализ и синтез, по Павлову, составляет «базальный компонент» человеческого анализа и синтеза.
Таким образом, *рефлекторная теория Сеченова*— *Павлова* придает исключительно большое значение не
42
только анализу и синтезу раздражений, которые поступают из внешнего мира, но и анализу и синтезу двигательных актов, результатам движений, деятельности. При этом рефлекторная теория не выделяет одну только « обратную афферентацию », поскольку она имеет вторичное значение, а рассматривает ее в неразрывной связи со всем единым рефлекторным процессом.
Этот принцип открывает сущность и природу психических явлений как непосредственных продуктов процессов анализа и синтеза, в которых открываются для организмов смысл, значение предметных отношений действительности, направление и характер действия, которые, будучи обусловленными внешней действительностью, выступают в роли регуляторов самого действия и которые всегда остаются только отражениями.
Итак, сеченовско-павловская рефлекторная теория — это диалектическое понимание того, как внешний мир «пересаживается» во внутреннее бытие организма, как он там многократно преобразуется в специфические деятельности организма, как в результате мозгового анализа и синтеза порождаются психические явления.
§ 2. Эволюционные закономерности интегративной деятельности мозга
Основными факторами эволюции являются: изменчивость, наследственность и естественный отбор. Теория эволюции живой природы Ч. Дарвина сводится к тому, что в результате борьбы за существование происходит отбор животных, наиболее приспособленных к определенной среде. Иными словами, в борьбе за существование выживают лишь те индивиды, чьи даже незначительные отклонения в признаках или свойствах случайно дают им преимущества в приспособлении к условиям жизни.
43
Изменчивость видов может *определятъся рекомбинацией генов,* а также скачкообразными наследственными изменениями — *мутациями.* Таким образом, есть тенденция к возрастанию изменчивости вида. Однако принцип отбора ограничивает изменчивость, так как естественный отбор способствует в основном организмам с генным набором благоприятных комбинаций свойств. Отбор ограничивает частоту и распространенность неудачных вариантов путем ослабления их выживаемости или малого шанса на размножение. Эти диалектические отношения между повышением изменчивости, с одной стороны, и ограничением изменчивости вследствие отбора — с другой, составляют основной механизм эволюции в целом.
Проанализировав эволюционные закономерности морфологических преобразований мозга и нервно-психической деятельности, И.М. Сеченов сформулировал *принцип этапности развития нервной системы.* По его гипотезе в процессе саморазвития мозг последовательно проходит критические этапы усложнения и дифференцировки как в морфологическом, так и в функциональном отношении. Общая тенденция эволюции мозга в онтогенезе и филогенезе осуществляется по универсальной схеме: от диффузных, слабо-дифференцированных форм деятельности к более специализированным, локальным (дискретным) формам функционирования.

В филогенезе, несомненно, существует тенденция, действующая в направлении совершенствования морфофункциональной организации мозга и соответственно повышения результативности его нервной (психической) деятельности. Биологическое совершенствование организмов состоит в развитии у них «способности» со все нарастающей эффективностью овладевать, « расширять» сферу окружающей среды, становясь в то же время все менее зависимым от нее.
44
Без знания «законов жизни», как писал крупнейший дарвинист А.Н. Северцов (1866-1936), «без понимания законов эволюции мы не можем понять и законов индивидуального развития», поскольку «онтогенез есть функция филогенеза». А.Н. Северцов выдвигает идею создания эволюционной физиологии, основателями которой в 30-е гг. стали известные советские физиологи Л. А. Орбели и Х.С. Коштоянц.
Раскрывая формулу связи фило- и онтогенеза организма, Орбели в 1961 г. писал, что те формы поведения, механизмы деятельности мозга, которыми отличались наши предки, находятся в «свернутом» виде и при определенных условиях проявляются. Л. А. Орбели, Х.С. Коштоянц и их последователи (Л.Г. Воронин, А.И. Карамян, Г.И. Поляков, Е.И. Крепе, Л.В. Крушинский и др.) разработали представления об этапах и принципах совершенствования мозговой деятельности в процессе видового и индивидуального развития организма, основы эволюции поведения.
На основании фактов о связи между процессами онтогенетического развития потомков и филогенеза предков был сформулирован *биогенетический закон Мюллера—Геккеля:* онтогенетическое (особенно зародышевое) развитие индивида сокращенно и сжато повторяет (рекапитулирует) основные этапы развития всего ряда предковых форм — филогенеза. При этом в значительно большей степени рекапитулируют те признаки, которые развиваются в форме «надстроек» конечных стадий развития, т. е. более близких предков, признаки отдаленных предков в большей степени редуцируются.
В *теории эт,апности развития животного мира* критическим периодом принято считать такой этап развития нервной системы, когда под давлением внешних и внутренних факторов отмечаются коренные прогрессивные и регрессивные изменения ее структурной и
45
функциональной организации, когда проявляются характерные признаки функционирования организма.
Прогрессивное структурное развитие сопровождается функциональным объединением нервных центров, что приводит к формированию новой интегративной системы. Процесс интеграции неизбежно сопровождается редукцией и соподчинением отдельных частей, составляющих целостную систему. Такой принцип присущ не только развитию интегративной деятельности мозга в целом, но и формированию целостных функциональных систем организма [1].
В процессе эволюции только после значительного ограничения функциональной диффузности (генерализованности) нервной системы оказалось возможным усложнение образа жизни и в первую очередь двигательной активности. Одновременно с сенсорной и двигательной специализацией мозговых образований шло повышение лабильности нервных центров (нейронных модулей) и развивалась функция замыкания временных связей, т. е. появлялись физиологические механизмы, лежащие в основе высшей интегративной деятельности мозга. Возможность временного функционального объединения нескольких нервных центров, возможность участия одного нервного центра в различных функциях организма значительно усовершенствовала адаптивную функцию организма.
Обобщая результаты онтогенетических исследований, П.К. Анохин [1] сформулировал широко известную *концепцию «гетерохронного системогенеза»,* основанную на принципах гетерохронного и гетеротипного созревания структурных и функциональных особенностей нервной системы в процессе онтогенетического развития животных. Основное содержание этой концепции сводится к тому, что в ходе эмбриогенеза избирательно и ускоренно развиваются те образования, которые в целом создают функциональную
46
систему, обеспечивающую выживание развивающегося организма к моменту рождения и его дальнейшее развитие. Сначала формируются более древние, неспецифические структуры и формы функционирования мозга, а затем в ходе дальнейшего развития постепенно вычленяются специализированные системы, координированная деятельность которых обеспечивается высшими отделами мозга, в филогенетическом отношении более новыми.

С биологической точки зрения *онтогенез* является развитием, «расшифровкой» генетической программы, происходящей под постоянным влиянием среды. Механизм генетической детерминанты прежде всего задает программу развитию врожденных двигательных актов. Раннее возникновение диффузных движений, вызванных временно доминирующими очагами возбуждения в диффузной нервной системе, приводит к развитию дифференцированных двигательных актов и формированию мощной афферентной (проприоцептивной) импульсации в мозг. Эта ранняя «обратная афферентация» модулирует уровень возбудимости центральных отделов мозга, способствует их дифференцировке и обеспечивает их подготовленность к реагированию на афферентные сигналы других анализаторов, созревающих позже. Раннее структурообразование в онтогенезе мозга обусловливается его связями с внешней средой через афферентные пути и рецепторные аппараты. Каждому этапу онтогенеза соответствует гетерохронное (разновременное) созревание и функциональное подключение определенного анализатора. Их гетерохронное развитие не исключает того же принципа, что новая система может занять в функциональном отношении ведущее место.

Аналогичные гетерохронный и гетеротипный принципы развития и созревания обнаруживаются для корковых структур мозга человека. В процессе развития

47

первыми появляются признаки общего плана, архитектоники, последними — признаки узкой функциональной специализации структур. Но различные по генезу структуры имеют гетерохронное созревание. Первичное обособление неокортекса происходит в ранние периоды онтогенеза человека. Затем намечается тенденция к ускоренному развитию фронтальных отделов корковой пластинки по сравнению с окципитальной. Межуточная и старая кора формируются более быстрыми темпами, обгоняя новую. Формирование лимбической коры у человека и обезьян происходит в более поздние сроки, чем гиппокампа и энторинальной коры. Межуточная область коры, так же как архикортекс, опережает лимбическую. Те же тенденции обнаруживаются и в развитии подкорковых образований.

Структурное созревание мозговых образований сопровождается гистологической дифференцировкой, которая на раннем этапе обнаруживается в усложнении дендритных и аксонных ветвлений клеток, в частности апикальных дендритов. Классические данные по морфологии нервной системы С. Рамона—Кахаля, опубликованные еще в 1900 г., стали основой для дальнейших исследований закономерностей роста и созревания центральной нервной системы. Обнаружена весьма важная закономерность, что на ранних этапах онтогенеза доминирует аксодендритный тип синаптических связей, а на поздних этапах возрастает значение аксосоматических контактов. Сначала превалирует мультисинаптический тип организации межцентральных связей, затем прогрессивно формируются моносинаптические связи. Эволюционные изменения отмечаются в самих синапсах. По мере созревания синаптических структур значительно увеличивается количество синаптических пузырьков, возрастает их специфичность. Одним из критериев высокой степе-

48

ни специализации высших отделов мозга является наличие шипикового аппарата в межклеточных связях. В *ходе эволюционных (филогенетических) преобразований* устанавливается строгая корреляция между степенью специализации в структурах мозга и свойствами рефлекторной деятельности. На самом раннем этапе филогенетического развития организма (в условиях слабодифференцированной диффузной нервней системы) вырабатываются *первичные натуральные условные рефлексы* по типу сенсибилизации или суммационных рефлексов. Для последующих этапов развития животных характерно возникновение специализации ядерных образований в диэнцефальных структурах и вычленение архи-, палео- и неокортекса, в связи с этим возникает возможность образования *истинных условных рефлексов различной сложности.* Прогресс способности к образованию условных рефлексов сопровождается соответствующей «редукцией» врожденных рефлексов. И наконец, на более поздних этапах эволюции у высших животных появляется способность к формированию *высших форм ассоциативных связей.* Это обусловливается мощным развитием ассоциативных систем, объединением проекционных систем мозга (зрительной, слуховой, обонятельной, соматокинестетической) в единую интегрированную морфофункциональную структуру, а также усложнением таламокортикальных связей. Эволюционное преобразование мозга идет по пути появления и ускоренного развития мозговых новообразований с высшими интегративными и условнорефлекторными функциями. Организация все более совершенных способов интегративной деятельности генетически детерминирована, но

реализация генетической программы в каждом вышестоящем эволюционном ряду становится все более зависимой от индивидуального обучения.

49

Гипотеза «критических периодов» нашла приложение к изучению этапности физиологических функций нервной системы у животных, нормально развивающихся в пренатальном (до рождения) и постнатальном (после рождения) онтогенезе. Исследования формирования различных рефлекторных актов млекопитающих в пренатальный период онтогенеза *(в эмбриогенезе)* показали, что развитие рефлекторной деятельности у плодов происходит по принципу этапности, или стадийности. Выделяют 4 характерных этапа в развитии нервной деятельности мозга: 1) стадия первичных локальных рефлексов; 2) стадия первичной генерализации рефлексов в форме быстрых рефлекторных реакций головы, туловища и всех конечностей; 3) стадия вторичной генерализации рефлексов в виде медленных тонических движений всей мускулатуры тела; 4) стадия специализации рефлексов, выражающаяся в координированных движениях отдельных частей тела. У плодов всех млекопитающих период возникновения первичных локальных реакций является «критическим» в функциональном развитии нервной системы.

Изучение безусловных и условных рефлексов в *постнатальном онтогенезе* у различных представителей млекопитающих позволило установить, что этот период развития нервной деятельности тоже следует принципу этапности. В качестве основного критерия выделения этапов использовался приспособительный характер врожденных и приобретенных рефлекторных реакций. У рождающихся незрелыми млекопитающих (собака, кошка, кролик и др.) отчетливо выступают 4 последовательных этапа развития нервной деятельности в постнатальной жизни организма: 1) этап преимущественно безусловно-рефлекторной адаптации (врожденные рефлексы); 2) этап первичной условнорефлекторной адаптации (формирование суммацион-

50

ных рефлексов и доминантных приобретенных реакций); 3) этап вторичной условнорефлекторной адаптации (образование истинных условных рефлексов); 4) этап формирования индивидуальных (выработка временных связей по типу сложных ассоциаций) и типологических особенностей нервной системы.

Среди названных последовательных этапов этап вторичной условнорефлекторной адаптации является «критическим». На этом этапе выявляются качественно новые формы адаптивных поведенческих реакций: активное общение животного с внешним миром осуществляется за счет яркого проявления ориентировочно-исследовательских рефлексов и игровых реакций, которые стимулируют образование новых условнорефлекторных связей типа сложных ассоциаций. Все это является основой для внутривидовых (внутригрупповых) взаимодействий развивающихся животных. «Критическим», по существу, следует считать и этап формирования индивидуальных (типологических) особенностей нервной деятельности. В течение этого этапа структурная и цитохимическая дифференцировка мозговых образований достигает уровня взрослого животного. Формирование условных рефлексов по многообразию и сложности достигает высокой степени адаптации к среде. По классическим павловским условнорефлекторным тестам четко выявляются индивидуальные (типологические) характеристики основных свойств нервных процессов. Позднее появляются сложные реакции взаимоотношений между родственными особями, в частности проявляются поведенческие акты, связанные с продолжением вида.

Принцип стадийности развития отмечается также и *в процессе онтогенеза* (пре- и постнатального периодов) *человека.* Несмотря на различия в длительности стадий, дети проходят все указанные стадии,

51

после чего у них наступает стадия развития речи (второй сигнальной системы) как высшей формы условнорефлекторной деятельности.

Все общие закономерности онтогенеза обусловлены генетическими и средовыми факторами и имеют определенное значение для видовой этапности развития рефлекторной деятельности и поведения. Для понимания ранних этапов антропогенеза особое значение имеет анализ формирования временных связей у приматов. Наряду с выделением у них ассоциаций типа сигнального условного рефлекса, обнаруживается принципиально новая разновидность ассоциаций, в основе которой, в отличие от обычного рефлекса, лежит, по Павлову, начало образования знания, улавливание постоянной связи между вещами. Можно предполагать, что эта разновидность ассоциаций, посредством которой отражаются объективно и независимо от организма существующие причинно-следственные отношения между объектами, лежит в основе

многих навыков и решения антропоидами сложных задач, внешне напоминающих разумные действия человека.

Специфика мозга человека проявляется не в относительном приросте площади поверхности новой коры, а в соотношении поздних по генезу корковых территорий. Так, при сопоставлении онтогенеза мозга человека и обезьяны было установлено, что в первой половине развития плода соотношения корковых зон меняются однотипно, что свидетельствует об общем приматном типе развития корковых территорий в раннем пренатальном периоде. Во второй половине периода развития плода прирост показателя максимальных девиаций (отклонений) у обезьяны совершается также постепенно (в 1,5 раза), а у человека — скачкообразно (почти в 4 раза). Эти данные указывают на чрезвычайную значимость позднего пренатального периода, в течение которого происходит эволю-

52

ционно обусловленное отклонение от приматного типа развития мозга — надприматное отклонение, характерное только для мозга человека. Важность данного факта усиливается тем, что после рождения соотношения корковых зон мозга человека и мозга обезьяны практически не меняются. Если учесть, что и нейроны новой коры после рождения не делятся, то можно утверждать, что к моменту рождения основные признаки структурной организации мозга человека, отличающие его от мозга других приматов, уже заложены. Дальнейшее пятикратное увеличение площади поверхности коры мозга человека от новорожденного до взрослого обусловливается в основном интенсивным развитием связей без изменения соотношения корковых зон. У обезьян соотношения корковых зон также не меняются, однако прирост площади поверхности всей коры происходит лишь в 1,25 раза. Важно отметить, что сроки постнатального периода формирования архитектонических признаков (главным образом архитектоники волокон) мозга человека растянуты вплоть до полового созревания, в то время как у обезьяны этот процесс завершается задолго до половой зрелости, в основном в первый год жизни.

Главным в этом сравнении является не сопоставление соответствующих корковых зон мозга человека и обезьяны, как это принято делать, а сопоставление соотношений разных по генезу корковых территорий. И тот факт, что эти соотношения в мозге человека складываются в позднем пренатальном периоде, свидетельствует о том, что различные формы социального воздействия на ребенка после рождения накладываются на генетически детерминированную структуру мозга, архитектоника которого уже обозначена, но отдельные его части еще недостаточно связаны между собой. Развитие специфических для человека соотношений корковых зон и формулирование нервных

53

связей являются основой становления как биологических, так и социальных компонентов целостных поведенческих актов. Неравномерное, гетерохронное созревание связей (раньше формируются более простые системы, позже — более сложные) имеет определенную последовательность и определенный сенситивный период. Например, если в период формирования речедвигательной системы ребенка изъять из социальной среды, то научение речи не происходит. Существует мнение, что и сознание как специфическая функция мозга человека, появляющаяся не с момента рождения, обусловливается всем ходом онтогенеза человека, но особенно тем периодом, когда формируется специфика структур и межструктурных связей.

Через категорию развития раскрывается понятие соотношения биологического и социального в человеке. Нельзя согласиться ни с одной из двух крайних точек зрения, по одной из которых человек есть универсальное животное с биологическим дилетантством, по другой — человек есть сугубо социальное существо. Единство социального и биологического в человеке предполагает, с одной стороны, постепенное изменение соотношений в процессе онтогенетического развития от биологического начала, преобладающего в раннем периоде онтогенеза, к постепенному нарастанию значимости социальных факторов по мере взросления (и некоторому снижению этой значимости по мере старения) и, с другой стороны — на всех этапах развития сохранение базисного характера биологических факторов, что находится в соответствии с материалистическим пониманием основного вопроса философии об отношении сознания к бытию.

Глава III. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ МОЗГА

Открытие И.П. Павловым анализаторов и создание учения об условных рефлексах, в основе которого лежал объективный анализ динамики нервных процессов, послужило основой для развития современных материалистических представлений о динамической локализации мозговых

функций — *целостном и одновременно дифференцированном вовлечении мозга в любую из форм его активности.*

Предложенный И.П. Павловым объективный условнорефлекторный метод исследования позволил наиболее адекватно подойти к экспериментальному решению проблемы функциональной организации мозга. И.П. Павлов развил и экспериментально обосновал представления об анализаторных системах, где каждый анализатор есть определенная анатомически локализованная структура от периферических рецепторных образований до проекционных зон коры головного мозга. Он предположил, что кроме локальных проекционных зон коры, выступающих в качестве «ядра коркового конца анализатора» (или проекционных зон коры), существуют периферические зоны представительства каждого анализатора, так называемые «зоны рассеянных элементов». В силу такой структурной организации все анализаторы, включая и двигательный анализатор, своими периферическими (корковыми) зонами перекрываются и образуют вторичные проекционные зоны коры, которые И.П. Павлов уже тогда рассматривал как

55

«ассоциативный центры» мозга, составляющие основу для динамического взаимодействия всех анализаторных систем.

Идеи И.П. Павлова о динамической локализации функций получили дальнейшее развитие в работах физиологов, морфологов и клиницистов, которыми были разработаны принципы структурной и функциональной организации мозга и сформулирован эволюционный закон прогрессивной кортиколизации функций. Большой материал клинических и клинико-морфологических исследований убедительно продемонстрировал, что высшие функции являются результатом системной деятельности мозга и в связи с этим поражение любого из отделов мозга может привести к распаду всей системы и, таким образом, нарушение или выпадение функции не может непосредственно говорить о ее локализации.

Динамический характер деятельности системы и межсистемной интеграции определяется особенностями поступающей афферентной импульсации, специфической реакцией организма и его внутренней активностью. Динамичность этих взаимоотношений имеет свои особенности на поведенческом, нейронном, синаптическом и молекулярном уровнях интеграции.

С позиций системной организации функций в деятельности мозга выделяют различные функциональные системы и подсистемы (П.К. Анохин, А.Р. Лурия, Е.Н. Соколов, О.G. Адрианов, А.С. Батуев,К.В. Судаков и др.). Классический вариант интегративной деятельности мозга может быть представлен в виде взаимодействия *трех основных функциональных блоков:* 1) блок *приема и переработки сенсорной информации* — сенсорные системы (анализаторы); 2) блок *модуляции, активации нервной системы* — модулирующие системы (лимбико-ретикулярные системы)

56

мозга; 3) блок *программирования, запуска и контроля поведенческих актов* — моторные системы (двигательный анализатор),

§ 1. Сенсорные системы (анализаторы) мозга

Первый функциональный блок составляют анализаторы, или *сенсорные системы. Анализаторы* выполняют функцию приема и переработки сигналов внешней и внутренней среды организма. Каждый анализатор настроен на определенную модальность сигнала и обеспечивает описание всей совокупности признаков воспринимаемых раздражителей. Модальная специфичность анализатора в первую очередь определяется особенностями функционирования его периферических образований и специфичностью рецепторных элементов. Однако в значительной степени она связана с особенностями структурной организации центральных отделов анализатора, упорядоченностью межнейронных связей всех морфологических образований от рецепторного уровня до коркового конца (проекционных зон).

Анализатор — это многоуровневая система с иерархическим принципом ее конструкции. Основанием анализатора служит рецепторная поверхность, а вершиной — проекционные зоны коры. Каждый уровень этой морфологически упорядоченно организованной конструкции представляет собой совокупность клеток, аксоны которых идут на следующий уровень (исключение составляет верхний уровень, аксоны которого выходят за пределы данного анализатора). Взаимоотношения между последовательными уровнями анализаторов построены по принципу «дивергенции— конвергенции». Чем выше нейронный уровень анализаторной системы, тем большее число нейронов он включает. На всех уровнях анализатора сохраняется

57

принцип топической проекции рецепторов. Принцип многократной рецептотопической проекции способствует осуществлению множественной и параллельной переработки (анализу и синтезу) рецепторных потенциалов («узоров возбуждений»), возникающих под действием раздражителей.

Уже в функциональной организации клеточного аппарата рецепторного уровня анализаторов выявились существенные черты их приспособления к адекватному отражению действующих раздражителей (специфичность рецепторов по фото-, термо-, хемо- и другим видам «энергии»). Известный закон Фехнера о логарифмическом отношении силы раздражителя и интенсивности ощущения получил объяснение в частотных характеристиках разряда рецепторных элементов. Обнаруженный в 1958 г. Ф. Ратлиффом эффект латерального торможения в глазе мечехвоста объяснил способ контрастирования изображения, улучшающий возможности предметного зрения (детекции формы). Механизм латерального торможения выступил как универсальный способ формирования селективных каналов передачи информации в центральной нервной системе. Он обеспечивает центральным нейронам анализаторов избирательную настройку их рецептивного поля на определенные свойства раздражителя. Нейрон, стоящий на выходе рецептивного поля, может выделять один признак раздражителя (простые детекторы) или комплекс его свойств (сложные детекторы). Детекторные свойства нейрона обусловливаются структурной организацией его рецептивного поля. Нейроны-детекторы более высокого порядка образуются в результате конвергенции нейронов-детекторов низшего (более элементарного) уровня. Нейроны-детекторы сложных свойств формируют детекторы «сверхсложных» комплексов. Выс-

58

ший уровень иерархической организации детекторов достигается в проекционных зонах и ассоциативных областях коры мозга [19].

Проекционные зоны анализаторных систем занимают наружную (конвекситальную) поверхность новой коры задних отделов мозга. Сюда входят зрительная (затылочная), слуховая (височная) и общечувствительная (теменная) области коры. В корковый отдел этого функционального блока включается также представительство вкусовой, обонятельной, висцеральной чувствительности. При этом наиболее обширные области в коре занимает та сенсорная система, которая имеет наибольшее экологическое значение для данного вида.

Первичные проекционные зоны коры состоят главным образом из нейронов 4-го афферентного слоя, для которых характерна четкая топическая организация. Значительная часть этих нейронов обладает высочайшей специфичностью. Так, например, нейроны зрительных областей избирательно реагируют на определенные признаки зрительных раздражителей: одни — на оттенки цвета, другие — на направление движения, третьи — на характер линий (край, полоса, наклон линии) и т. п. Однако следует отметить, что в первичные зоны отдельных областей коры включены также нейроны мультимодального типа, реагирующие на несколько видов раздражителей. Кроме того, там же имеются нейроны, реакция которых отражает воздействие неспецифических (лимбико-ретикулярных или модулирующих) систем.

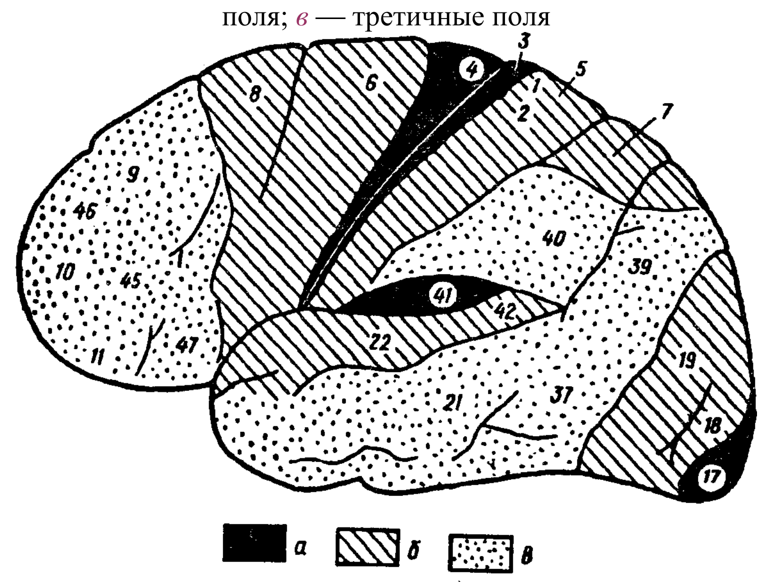
Вторичные проекционные зоны коры располагаются вокруг первичных зон, как бы надстраиваясь над ними. В этих зонах 4-й афферентный слой уступает ведущее место 2-му и 3-му слоям клеток. Для этих нейронов характерно детектирование сложных признаков раздражителей, однако при этом сохраняется

59

модальная специфичность, соответствующая нейронам первичных зон. Поэтому предполагается, что усложнение детекторных селективных свойств нейронов вторичных зон может происходить путем конвергенции на них нейронов первичных зон. В первичной зрительной коре (17-е поле Бродмана) содержатся в основном нейроны-детекторы простых признаков предметного зрения (детекторы ориентации линий, полосы, контраста и т. п.), а во вторичных зонах (18-е и 19-е поля Бродмана) появляются детекторы более сложных элементов контура: края, ограниченной длины линий, углов с различной ориентацией и др. [42]. Первичные (проекционные) зоны слуховой (височной) коры представлены 41-м полем Бродмана (рис. 4), нейроны которого модально специфичны и

Рис. 4. **Карта цитоархитектонических полей коры головного мозга.**

Конвекситальная поверхность коры больших полушарий: *а* — первичные поля; *б* — вторичные поля; *в* — третичные поля



60

реагируют на различные свойства звуковых раздражителей. Как и первичное зрительное поле, эти первичные отделы слуховой коры имеют четкую рецептотопию. Над аппаратами первичной слуховой коры надстроены вторичные зоны слуховой коры, расположенные во внешних отделах височной области (22-е и частично 21-е поля Бродмана). Они также состоят преимущественно из мощно развитого 2-го и 3-го слоя клеток, реагирующих избирательно одновременно на несколько частот и интенсивностей: звукового раздражителя.

Наконец, тот же принцип функциональной организации сохраняется и в общечувствительной (теменной) коре. Основой и здесь являются первичные или проекционные зоны (3-, 1- и 2-е поля Бродмана), толща которых также преимущественно состоит из обладающих модальной специфичностью нейронов 4-го слоя, а топография отличается четкой соматотопической проекцией отдельных сегментов тела. Вследствие чего раздражение верхних участков этой зоны вызывает появление кожных ощущений в нижних конечностях, средних участков — в верхних конечностях контрлатеральной стороны, а раздражение пунктов нижнего пояса этой зоны — соответствующие ощущения в контрлатеральных отделах лица, губ и языка. Над первичными зонами располагаются вторичные зоны общечувствительной (теменной) коры (5-е и частично 40-е поле Бродмана), состоящие преимущественно тоже из нейронов 2-го и 3-го слоев, и их раздражение приводит к возникновению более комплексных форм кожной и кинестетической чувствительности (см. рис. 4).

Таким образом, основные, модально-специфические зоны анализаторов мозга построены по единому принципу иерархической структурной и функциональной организации. Первичные и вторичные зоны,

61

согласно И.П. Павлову, составляют *центральную часть,* или *ядро, анализатора в коре,* нейроны которого характеризуются избирательной настройкой на определенный набор параметров раздражителя и обеспечивают механизмы тонкого анализа и дифференцировки раздражителей. Взаимодействие первичных и вторичных зон носит сложный, неоднозначный характер и в условиях нормальной деятельности обусловливает согласованное содружество процессов возбуждения и торможения, которое закрепляет макро- и микроструктуру нервной сети, занятой анализом афферентного потока в первичных проекционных сенсорных полях. Это создает основу для динамического межанализаторного взаимодействия, осуществляемого в ассоциативных зонах коры.

Ассоциативные области (третичные зоны) коры являются новым уровнем интеграции: они занимают 2-й и 3-й клеточные (ассоциативные) слои коры, на которых протекает встреча мощных афферентных потоков, как одномодальных, разномодальных, так и неспецифических. Подавляющее большинство ассоциативных нейронов отвечает на обобщенные признаки стимулов — на количество элементов, пространственное положение, отношения между элементами и пр.

Конвергенция разномодальной информации необходима для целостного восприятия, для формирования «сенсорной модели мира», которая возникает в результате сенсорного обучения.

Ассоциативные зоны расположены на границе затылочной, височной и заднетеменной коры. Основную их часть составляют образования нижнетеменной корковой области, которая у человека развилась настолько, что составляет едва ли не четвертую часть всех образований описываемого сенсорного блока мозга. Работа этих отделов коры мозга необходима не только для успешного синтеза и дифференцировки

62

/избирательного различения) воспринимаемых человеком раздражителей, но и для перехода к уровню их символизации — для оперирования значениями слов и использования их для отвлеченного мышления, т.е. для того синтетического характера восприятия, о котором писал в свое время И.М. Сеченов.

Клинические наблюдения различных очаговых поражений третичных зон мозга человека накопили большой материал о взаимосвязи ассоциативных областей с различными функциональными расстройствами. Известно, что поражения лобно-височно-теменной области, так называемых речевых зон (имеется в виду левое полушарие), связаны с возникновением афазии (расстройства речи). При поражении нижневисочной области наблюдают предметную агнозию (нарушение процесса узнавания), теменных областей или угловой извилины теменной доли — развитие оптико-пространетвенной агнозии, при поражении левой височной доли обнаруживается цветовая агнозия и т. д. Следует отметить, что локальные поражения ассоциативных зон коры могут быть связаны как с относительно элементарными сенсорными расстройствами, так и с нарушениями сложных форм восприятия.

У высших животных механизмы, выделяющие элементарные признаки раздражителей, составляют лишь начальное звено в механизме восприятия и дифференцировки стимулов (специфические ядра таламуса и первичные зоны коры). В высших сенсорных (вторичных и ассоциативных) зонах коры выступает закон убывающей специфичности, который является обратной стороной принципа иерархической организации нейронов-детекторов в специфической подкорке и проекционных зонах коры. В нем отражается переход от дробного анализа частных модально-специфических признаков раздражителя к синтезу более общих «схем» воспринимаемого. Закономерным

63

является и то, что, несмотря на убывающую специфичность высших сенсорных полей коры (преобладание мультимодальных и ассоциативных нейронов), они являются в функциональном отношении более совершенными образованиями. Они выполняют функцию интеграции сложных комплексных раздражителей, им свойственна пластичность, они подвержены «неспецифической» активации со стороны модулирующих систем (ретикулярной формации, «центров» актуализированных потребностей и пр.).

Механизмы различения фигур и их пространственной организации у обезьян связывают с ассоциативными зонами (височной и заднетеменной) коры мозга. Известно, что обезьяны легко обучаются различению фигур по форме, размеру и их пространственной ориентации. После экстирпации нижневисочной коры обезьяна испытывает затруднения в различении фигур по их форме, но легко обучается дифференцировать их по размеру и ориентации. В то время как удаление затылочно-теменной зоны коры приводит к нарушению механизма пространственной дифференцировки фигур по отношению к телу, а также нарушению различения положения и перемещения собственного тела по отношению к окружающим предметам. Данные о физиологической роли височной и заднетеменной коры пока малочисленны. Так, для выяснения специфической функции нижневисочной коры и ее нейронной организации были проведены микроэлектродные исследования на обезьянах с использованием сложной стимульной программы: квадрат и круг сопровождались двигательным обучением, а крест и треугольник использовались в качестве незначащих стимулов. В результате исследований выделены три группы клеток: одни нейроны реагировали избирательно только на одну из четырех использовавшихся

64

фигур, другие нейроны отвечали на две фигуры, третьи — на все четыре (без дифференцировки значимости стимула). Из экспериментов следовало, что эти нейроны выделяют сложные признаки зрительного изображения независимо от моторного обучения, при этом одни из них реагируют на появление соответствующего ему сенсорного стимула, другие отвечают лишь тогда, когда стимул сопровождается актом внимания. Нейроны пластичны, их специфическая реакция на сенсорный «образ» не связана с двигательным обучением и может меняться лишь в результате сенсорного

обучения. Следует отметить, что свойства этих нейронов хорошо согласуются с поведенческими и клиническими данными о роли нижневисочной коры в процессах формирования сложных образов [19; 24]. Следуя высказанной в 1949 г. гипотезе Д. Хебба, можно предположить, что отдельные нейроны ассоциативных зон коры связаны разнообразными путями и образуют клеточные ансамбли, выделяющие «подобразы», т.е. соответствующие унитарным формам восприятия. Эти связи, как отмечал Д. Хебб, настолько хорошо развиты, что достаточно активировать один нейрон, как возбуждается весь ансамбль. Позднее Ю. Конорский [14], опираясь на ставшие классическими данные Д. Хьюбела и Т. Визеля [47] о корковых нейронах с «простыми», «сложными» и «сверхсложными» рецептивными полями и детектирующими все более сложные признаки зрительного стимула, выдвинул концепцию о «гностических нейронах». Он предположил, что унитарному восприятию (т. е. узнаванию знакомого лица с первого взгляда, знакомого голоса, знакомого запаха, характерного жеста и др.) соответствуют не ансамбли совозбужденных нейронов, а единичные нейроны — «гностические нейроны», интегрирующие возбуждение при действии сложных комплексных раздражителей. *Гностические нейроны*
65
составляют главную деятельную основу высших уровней анализаторов, вследствие чего высшие уровни анализаторов представляют, по мнению Ю. Конорского, «гностические зоны». Гностическую зону можно рассматривать как своеобразную картотеку гностических нейронов, в которой представлены все унитарные «подобразы», сформировавшиеся у данного индивидуума в процессе сенсорного обучения.

Для концепции гностических нейронов первое время не было экспериментальных доказательств. Основой для предположений Ю. Конорского служили главным образом клинические данные. Однако вскоре стали появляться работы, из которых следовало, что « гностические нейроны », избирательно реагирующие на сложные комплексы раздражителей, существуют. В лобных долях мозга кошки были обнаружены клетки, которые избирательно реагируют на появление в поле зрения сложного зрительного стимула. У говорящих птиц существуют нейроны, избирательные к гласным звукам человеческой речи. Наконец, с 1980-х годов стали появляться серии работ по исследованию височных отделов коры мозга обезьян. В верхневисочной извилине были обнаружены нейроны, выделяющие определенные черты лица. По гностическим свойствам нейроны верхневисочной извилины отличались друг от друга. Одни нейроны отвечали только при фиксации внимания на интересующем обезьяну объекте, другие — при свободном блуждании взора, если стимул попадал на сетчатку. Одни нейроны давали максимальную реакцию на изображения лица человека в фас, другие — в профиль, третьи — на часть лица (верхнюю или нижнюю). При этом большинство нейронов реагирует на трехмерное изображение лица, а не на двумерное. Одни нейроны реагируют на лицо конкретного индивида, другие — на любое лицо независимо от индивидуальных черт. Большая часть
66
Нейронов верхневисочной извилины оказалась специфичной к живому конкретному лицу (человека или обезьяны). Формирование механизма избирательности в височной коре обезьяны происходит под влиянием индивидуального опыта, поскольку отмечается зависимость селективных свойств нейронов от круга лиц (животных и экспериментаторов), с которыми обезьяна была в общении до экспериментов. Данные нейронных исследований на обезьянах по восприятию изображений лица согласуются с результатами наблюдения больных с прозопагнозией (нарушением узнавания лиц), которые также свидетельствуют о наличии в области височных отделов коры мозга специального механизма по распознаванию
лиц [19; 24].

Известно, что система нейронов, детектирующих сложные сенсорные стимулы (гностические единицы), формируется на базе врожденной (генетически детерминированной) системы корковых нейронов с «жесткими» связями и большим резервом «лабильных», пластичных связей. В определенный критический (сенситивный) период онтогенетического развития и созревания межнейронных связей важным является функциональное задействование этих потенциальных связей. Их актуализация осуществляется под воздействием внешней стимуляции (индивидуального сенсорного опыта) [42]. В процесс приобретения индивидуального опыта дополнительный вклад вносит модулирующая система, оказывающая «неспецифическое» активирующее воздействие на соответствующий анализатор. Активирующее воздействие достигается через *ориентировочно-исследовательский рефлекс* или *внимание.* Этот процесс активации, по мнению Ю. Конорского, является необходимой предпосылкой для преобразования

потенциальных корковых связей в действующие, т.е. делает возможным формирование
67
гностических нейронов, гностических зон и познавательной системы.

§ 2. Модулирующие системы мозга

Блок модулирующих систем мозга регулирует тонус коры и подкорковых образований, оптимизирует уровень бодрствования в отношении выполняемой деятельности и обусловливает адекватный выбор поведения в соответствии с актуализированной потребностью. Только в условиях оптимального бодрствования человек может наилучшим образом принимать и перерабатывать информацию, вызывать в памяти нужные избирательные системы связей, программировать деятельность, осуществлять контроль над ней.

И.П. Павлов неоднократно возвращался к вопросам о решающей роли в реализации полноценной условнорефлекторной деятельности оптимального тонуса мозговой коры, необходимости высокой подвижности: нервных процессов, позволяющих с легкостью переходить от одной деятельности к другой. В условиях оптимальной возбудимости коры нервные процессы характеризуются известной концентрированностью, уравновешенностью возбуждения и торможения, способностью к дифференцировке и, наконец, высокой подвижностью нервных процессов, которые обусловливают протекание каждой организованной целенаправленности деятельности.

Аппаратом, выполняющим роль регулятора уровня бодрствования, а также осуществляющим избирательную модуляцию и актуализацию приоритета той или иной функции, является *модулирующая система мозга.* Ее часто называют лимбико-ретикулярный комплекс или восходящая активирующая система. К нервным образованиям этого аппарата относятся лимбическая и неспецифическая система мозга
68
с ее активирующими и инактивирующими структурами. Среди активирующих образований прежде всего выделяют ретикулярную формацию среднего мозга, задний гипоталамус, синее пятно в нижних отделах ствола мозга. К инактивирующим структурам относят преоптическую область гипоталамуса, ядра шва в стволе мозга, фронтальную кору.

Важнейшей частью модулирующего блока мозга является активирующая ретикулярная формация. Филогенетически ретикулярная формация мозга представляет наиболее древнее морфологическое образование. Еще в 1855 г. венгерским анатомом Йожефом Ленхошшеком была описана сеть из нервных клеток, находящаяся в середине ствола мозга. Цитоархитектоника этой своеобразной сетчатой структуры изучена еще недостаточно, очевидно, что ретикулярная формация не является аморфным образованием. В ретикулярной формации выделяют более или менее компактные и ограниченные клеточные скопления — ядра, отличающиеся различными морфологическими особенностями. В связи с этим одни авторы рассматривают ретикулярную формацию как диффузное вытянутое в длину единое образование, другие считают ее комплексом, состоящим из многих дифференцированных ядер с различной структурой и функциями. Латерально (с боков) ретикулярная формация окружена сенсорными путями. Таким образом, волокна ретикулярной формации окружены слоем сенсорных путей, которые к ней образуют множество коллатералей.

Функциональное назначение ретикулярной формации долго оставалось неизвестным. Первым указанием на нисходящие тормозные влияния ретикулярной формации явились опыты И.М. Сеченова, в которых наблюдалось угнетение рефлекторных реакций лягушки при раздражении межуточного мозга.
69
В.М. Бехтерев обнаружил восходящие влияния ретикулярной формации на двигательную область коры, приводящие к возникновению судорожных припадков при раздражении определенных участков Варолиева моста. Однако только электрофизиологические исследования выявили исключительную роль ретикулярной формации в интегративной деятельности мозга. Это открытие было сделано в 1949 г. Г. Мэгуном и Г. Моруцци. Путем стимуляции через электроды, вживленные в стволовой отдел мозга (на уровне среднего мозга), им удалось получить реакцию пробуждения спящего животного. Эту стволовую систему мозга Г. Мэгун назвал *восходящей активирующей системой мозга.*

Волокна ретикулярной формации, направляясь вверх, образуют модулирующие «входы» (как правило, аксодендритные синапсы) в выше расположенных мозговых образованиях, включая старую и новую кору. От старой и новой коры берут начало нисходящие волокна, которые идут в обратном направлении к структурам гипоталамуса, среднего мозга и к более низким уровням

мозгового ствола. Через нисходящие системы связей все нижележащие образования оказываются под управлением и контролем тех программ, которые возникают в коре головного мозга и для выполнения которых требуется модуляция активности и модификация состояний бодрствования. Таким образом, блок активации с его восходящими и нисходящими влияниями работает (по принципу обратной связи) как единый саморегулирующий аппарат, который обеспечивает изменение тонуса коры, и вместе с тем сам находится под его контролем. Этот аппарат используется для пластичного приспособления организма к условиям среды. Он содержит в своей основе по крайней мере два источника активации: внутренний и внешний. Первый связан с обменными

70

процессами, обеспечивающими внутреннее равновесие организма, второй — с воздействием внешней среды. *Первым источником активации* является внутренняя активность самого организма, или потребности. Любые отклонения от жизненно важных «констант» в результате изменения нервных или гуморальных влияний или вследствие избирательного возбуждения различных отделов мозга приводят к выборочному «включению» определенных органов и процессов, совокупная работа которых обеспечивает достижение оптимального состояния для данного вида деятельности организма.

Наиболее простые формы внутренней активности связаны с дыхательными и пищеварительными процессами, процессами внутренней секреции и другими, включенными в гомеостатический механизм саморегуляции, который устраняет нарушение во внутренней среде организма за счет своих резервов. Более сложные формы этого вида активации организованы в структуру врожденного поведения, направленного на удовлетворение определенной потребности. Естественно, для того чтобы обеспечить механизм инстинктивной регуляции поведения, необходима весьма избирательная и специфическая активация. Такая специфическая активация может быть функцией лимбической системы мозга, в которой важная роль принадлежит гипоталамусу.

Гипоталамус — часть межуточного мозга, содержит десятки высоко дифференцированных ядер, обладающих обширной и разносторонней системой связей. Его важной анатомической особенностью является высокая проницаемость сосудов гипоталамуса для крупномолекулярных белковых соединений. Этим обеспечиваются оптимальные условия для обмена веществ в нейронах гипоталамуса и получения информации о гуморальной среде организма. Его

71

разносторонние регулирующие функции реализуются гуморальным путем и через обширные нервные связи с различными областями головного мозга.

Как часть активирующей системы мозга задний гипоталамус обусловливает поведенческую активацию. Это достигается прежде всего через регуляцию вегетативных и эндокринных функций организма. Таким образом, гипоталамус координирует внутренние потребности организма с его внешним поведением, направленным на достижение приспособительного эффекта. Гипоталамус входит в состав потребностно-мотивационной системы, являясь ее главной исполнительной структурой. При этом он не просто участвует в регуляции отдельных жизненно важных функций (голода, жажды, полового влечения, активной и пассивной обороны), а осуществляет их объединение в сложные комплексы или системы.

В зависимости от характера нервной и гуморальной сигнализации, собирающейся в гипоталамусе, в нем или накапливается, или тормозится мотивационное возбуждение, определяющее внешнее поведение (например, пищевое). При сильном пищевом возбуждении преобладает симпатическая активация коры больших полушарий, общее двигательное беспокойство и воспроизведение ранее заученного поведения. Удовлетворение актуализированной потребности сопровождается доминированием деятельности парасимпатической системы — двигательным успокоением и сонливостью. У бесполушарных животных стимуляция потребностных центров гипоталамуса вызывает лишь более общее, генерализованное мотивационное возбуждение, проявляющееся в общем, нецеленаправленном беспокойстве, поскольку более сложные формы поведения — поисковая реакция, выбор объекта и его оценка — регулируются

72

вышележащими структурами, лимбическими образованиями и корой головного мозга.

Второй источник активации связан с воздействием раздражителей внешней среды. Ограничение контакта с внешней средой (сенсорная депривация) приводит к значительному снижению тонуса (возбудимости) коры мозга. В условиях резкого ограничения сенсорной информации у человека

могут возникать галлюцинации, которые в какой-то мере компенсируют дефицит сенсорного возбуждения.
Часть непрерывного потока сенсорных сигналов, поставляемых в кору специфическими (анализаторными) системами, по коллатералям поступает в ретикулярную формацию. После многократных переключений в ее синапсах афферентное возбуждение достигает высших отделов головного мозга. Эти так называемые неспецифические активирующие влияния служат необходимым условием для поддержания бодрствования и осуществления любых поведенческих реакций. Помимо этого неспецифическая активация является важным условием для формирования селективных свойств нейронов коры в процессе онтогенетического созревания и обучения.
В аппарате восходящей ретикулярной формации сформировался механизм преобразования сенсорной информации в *две формы активации:* тоническую (генерализованную) и фазическую (локальную). Тоническая форма активации связана с функцией нижних стволовых отделов ретикулярной формации. Она генерализованно, диффузно поддерживает определенный уровень возбудимости в коре и подкорковых образованиях. Фазическая форма активации связана с верхними отделами ствола мозга, и прежде всего с неспецифической таламической системой, которая локально и избирательно распределяет воздействия
73
восходящей активации на подкорковые образования, старую и новую кору.
Тоническая активация облегчается притоком возбуждений из различных органов чувств. «Экстренное» появление или исчезновение какого-либо раздражителя во внешней среде вызывает ориентировочный рефлекс и реакцию активации (экстренная мобилизация организма). Это поликомпонентная реакция, она связана с работой механизмов тонической и фазической активации ретикулярной формации (среднего мозга и неспецифических ядер таламуса). Кроме того, ориентировочный рефлекс связан с активирующей и тормозной функцией нейронов гиппокампа и хвостатого ядра, которые являются важным аппаратом регуляции тонических состояний коры мозга.
Установлено, что кора головного мозга наряду со специфическим функциональным вкладом оказывает «неспецифические» активирующие и тормозные влияния на нижележащие нервные образования. Корковые влияния, поступающие по нисходящим волокнам, представляют достаточно дифференцированную организацию и могут рассматриваться в качестве *дополнительного третьего источника активации* [22]. Специфические пучки этих волокон, селективно меняющих возбудимость сенсорных и двигательных аппаратов, исходят из первичных и вторичных зон коры. Из лобных отделов коры (источник произвольной активации) исходят наиболее обширные активирующие и инактивирующие избирательные влияния, проецирующиеся на стволовой отдел мозга. Эти нисходящие волокна, проводящие корковую избирательную импульсацию к различным образованиям ствола, по мнению А.Р. Лурии [23], являются тем аппаратом, посредством которого высшие отделы коры непосредственно участвуют в формировании замыслов
74
и программ поведения человека; с их помощью нижележащие модулирующие аппараты таламического и стволового отдела тоже вовлекаются в реализацию этих процессов, и таким образом обеспечивается достаточный уровень активности для осуществления сложных форм высшей нервной (психической) деятельности.

§ 3. Основы функциональной организации двигательных систем мозга

Особое место в функциональной организации мозга занимает двигательный анализатор (по терминологии И.П. Павлова) или интегративно-пусковые системы. Это связано с тем, что двигательные области коры стоят на выходе интегрирующей и координирующей деятельности мозга и выполняют функцию запуска и контроля двигательной деятельности, реализации поведенческих актов. Восприятие, адекватное воздействие, надежное распознавание и высокая способность к дифференцировке раздражителей являются необходимой предпосылкой для деятельности двигательных систем интегративно-пусковых аппаратов. Для двигательных областей коры характерен прежде всего синтез возбуждений различной модальности с биологически значимыми сигналами и мотивационными влияниями. Им свойственна дальнейшая, окончательная трансформация афферентных влияний в качественно новую форму деятельности, направленную на быстрейший выход эфферентных возбуждений на периферию, т. е. на аппараты реализации конечной стадии поведения. В отношении сознательной деятельности человека А.Р. Лурия [23]

назвал деятельность системы интегративно-пусковых аппаратов третьим функциональным блоком программирования, регуляции и контроля деятельности.
75
Высшие аппараты третьего функционального блока мозга расположены в передних отделах больших полушарий — кпереди от центральной извилины (см. рис. 4). Его основной отличительной чертой является то, что' он не содержит модально-специфических зон, представляющих отдельные анализаторы, а состоит целиком из аппаратов эфферентного (двигательного) типа, однако сам находится под постоянным притоком информации из аппаратов афферентного (сенсорного) блока. Следующая важнейшая черта, отличающая работу третьего функционального блока от афферентного, состоит в том, что процессы здесь идут в нисходящем направлении, начинаясь с наиболее высоких — третичных и вторичных зон коры. Здесь в высших отделах интегративно-пускового блока формируются двигательные программы, а затем переходят к аппаратам низших моторных образований (первичным корковым зонам; стволовым и спинальным двигательным ядрам). Решающее значение в подготовке двигательной эфферентной импульсации имеют надстроенные над первичной моторной корой вторичные (премоторные отделы, 6-е и 8-е поля) и третичные зоны (префронтальные отделы лобной коры), или лобные доли (см. рис. 4).
Двигательная кора (первичная проекционная зона) занимает пространство ростральнее Роландовой борозды (4-е поле Бродмана). Она является выходными воротами интегративно-пусковой системы мозга, или функционального блока программирования, регуляции и контроля деятельности. Передняя центральная извилина является лишь первичной (проекционной) зоной, исполнительным аппаратом (выходными воротами) мозговой коры. Естественно, что состав двигательных импульсов, посылаемых на периферию, должен быть подготовлен, включен в определенные программы, и только после такой подготовки
76
двигательная импульсная программа может обеспечить нужные целесообразные движения. Эта программа формируется как в аппарате передней центральной извилины, так и в аппаратах, надстроенных над ней.
Особенностью цитоархитектонической организации моторной коры является мощное развитие 5-го эфферентного слоя, который содержит гигантские пирамидные клетки Беца. Известно еще из классических работ Лоренто де Но, опубликованных в 1943 г., что пирамидные нейроны расположены неравномерно, группами с вертикальными связями между нейронами II и IV слоев. Подтверждение группирования нейронов коры в радиально ориентированные колонки было получено в электрофизиологических исследованиях В. Маунткасла [45]. Позднее в ряде исследований было установлено, что вертикально ориентированные колонки являются элементарными функциональными ячейками двигательной коры. Каждая вертикальная колонка — *структурный модуль* — это группа клеток, в которой гигантская пирамида занимает центральное положение, а вокруг нее — 2-3 крупные или средние пирамидные клетки, дендриты которых идут плотным пучком. Между такими клеточными ансамблями (микроколонками) наблюдается взаимное проникновение дендритов, что облегчает синаптические контакты набора микроколонок с одним и тем же афферентным волокном, и, таким образом, с одного афферентного волокна может включиться в реакцию целая система микроколонок.
Аксоны гигантских пирамид дают начало длинным нисходящим волокнам, составляющим значительную часть «главного» двигательного пути мозга — пирамидного тракта, оканчивающегося на моторных ядрах головного и спинного мозга, т. е. образуют кортикоспинальные пути. Развитие кортикоспинальной
77
системы является эволюционно наиболее поздним по сравнению с экстрапирамидной системой, и ее развитие связано с необходимостью обеспечения непосредственного контроля над мотонейронами со стороны моторной коры. Пирамидная система тесно связана с экстрапирамидной системой. К последней относятся все образования головного мозга, имеющие отношение к управлению движениями и посылающие супраспинальные проекции вне кортикоспинальных путей.
Функциональная организация моторной коры имеет проекционный и топографический характер с четко выраженными признаками соматотопической проекции: в медиальных отделах поверхности коры берут начало волокна, управляющие мускулатурой нижних конечностей, нервные клетки срединных отделов поверхности коры посылают аксоны к спинальным механизмам верхних

конечностей, от латеральных отделов нисходящие эфферентные волокна направляются к двигательным ядрам черепно-мозговых нервов ствола мозга и управляют мышцами гортани, рта, глаз и лица. По ходу следования все нисходящие волокна перекрещиваются и управляют мускулатурой противоположной стороны туловища. Органы, которые нуждаются в наиболее тонкой регуляции и выполняют дискретные движения, имеют в моторной зоне коры максимальное топическое представительство.

В отличие от человека у животных в зонах прецентральной извилины коры отмечается значительное перекрытие моторных и сенсорных зон, вследствие чего эта область называется сенсомоторной корой. Значительную часть афферентных входов гигантопирамидных клеток составляют волокна зрительного, слухового и других анализаторов. В связи с этим первичные зоны коры животных являются

78

областью сенсомоторной интеграции. Для нее, как и для премоторной области коры человека, свойственна соматотопическая проекция, в которой отражены экологические особенности вида, что проявляется в преимущественном представительстве жизненно важных органов для данного вида животных.

Модульная структура сенсомоторной коры является основательной предпосылкой для синхронной мультисенсорной интеграции и формирования эфферентного импульсного разряда. Предполагается, что в пределах передней центральной извилины аппаратом, участвующим в межнейронной интеграции, являются верхние слои коры, состоящие из дендритов пирамид и глиальных клеток. Известно, что отношение массы этого внеклеточного серого вещества к массе клеток передней центральной извилины резко возрастает по мере эволюции, так что величина его у человека вдвое больше, чем у высших обезьян, и почти в 5 раз больше, чем у низших обезьян. Это означает, что по мере перехода к высшим ступеням эволюционной лестницы и особенно по мере перехода к человеку двигательные импульсы, генерируемые гигантскими пирамидами, должны становиться все более управляемыми, а именно эта лабильная управляемость обеспечивается развитием их дендритного дерева.

Удаление прецентрального двигательного поля приводит к неодинаковым последствиям у животных с разной степенью развития полушарий. Обычно наблюдаются двигательные расстройства в виде пареза, спастичности мышц и ограничения двигательного репертуара. У крыс развиваются незначительные, быстро компенсируемые двигательные нарушения, тогда как у кошки процесс восстановления длится до 1-3 месяцев. Тяжелые последствия наблюдаются у обезьян. Удаление поля 4 приводит к некомпенсируемым нарушениям движений большого и других

79

пальцев руки, к нарушению произвольных движений конечностей, гиподинамии. Удаление представительства руки вызывает устойчивое, длящееся до одного месяца спастическое сгибание пальцев и паралич руки. Отмечается общая слабость и наиболее яркий симптом — исчезновение выразительных и столь характерных для обезьян ориентировочно-исследовательских реакций. Полное иссечение поля 4 у человека делает невозможным сложные и тонкие движения на контрлатеральной стороне тела, при этом раздельные движения пальцев не восстанавливаются.

С помощью метода локальной электрической стимуляции было установлено точное представительство мышц тела и конечностей в коре человека и животных. Локальная стимуляция коры вызывает рефлексию отдельных мышц противоположной стороны тела. Дискретные движения с наименьшим порогом вызываются стимуляцией моторной коры (4-е поле). Эти движения обусловливаются активацией гигантских пирамидных клеток, которые отсутствуют в постцентральной области коры. Все это говорит о том, что моторная зона является лишь проекционной зоной, исполнительным аппаратом мозговой коры и она не может функционировать «самостоятельно». Решающее значение в подготовке двигательных программ для передачи их на гигантские пирамидные клетки имеют надстроенные над ней вторичные и третичные зоны коры.

Вторичные зоны двигательной коры или *премоторные отделы* лобной области морфологически сохраняют тот же принцип «вертикальной организации», который характерен для всякой двигательной коры, но отличается несравнимо большим развитием верхних клеточных слоев коры — малых пирамид. Премоторная кора подчиняется принципу убывающей специфичности, в ней отсутствует локальная соматотопическая

80

проекция, а аксоны пирамидных клеток этой области образуют эфференты, переключающиеся на

обширные подкорковые моторные образования. Раздражение 5-, 7- и 8-го полей премоторной области коры (см. рис. 4) вызывает не соматотопически ограниченные (локальные) вздрагивания отдельных мышц, а целые комплексы движений, имеющих системно организованный характер (баллистические движения глаз в определенную точку пространства, медленные прослеживающие движения глаз, поворот головы, туловища, направленные движения конечностей). Это указывает на то, что «командные» нейроны премоторной коры «организуют» отдельные мышечные сокращения в целостный двигательный акт.
Известно, например, что электрическим раздражением отдельных участков париетальной коры (ассоциативная, теменная область) мозга кошки также можно вызвать быстрые саккады (баллистические движения) и медленные следящие движения глаз. При поражении этих областей коры собственно движения глаз на зрительные стимулы сохраняются, но запуск произвольных движений (саккад) исчезает. Это говорит о том, что указанная область коры является не обычным моторным центром, а включена в систему запуска, контроля и управления двигательной реакцией. Так, в париетальной коре (8-е поле) кошки локализованы нейроны, которые возбуждаются только тогда, когда одновременно с появлением стимула к ним поступает возбуждение (модуляция) от системы неспецифической активации мозга, связанное с актами внимания к этому стимулу. Эти нейроны образуют механизм актуализации стимулов, ставших объектом внимания. Кроме того, в париетальной коре выделены две группы клеток. В одной группе нейронов разряд связан с быстрыми движениями, а во время медленных фаз движений ответ подавляется.
81
Другая группа нейронов разряжается во время медленных следящих движений и фиксации взора. Предполагается, что эти нейроны составляют два канала управления быстрыми и медленными движениями глаз, они могут являться «следящей системой», работающей по механизму внутренней обратной связи, назначение которой связано с коррекцией последовательностей движений.
Премоторные отделы коры представляют мощный *аппарат мультисенсорной конвергенции.* Эти ассоциативные зоны снабжены богатой и разветвленной системой эфферентных путей как к корковым формациям рострального полюса больших полушарий, так и к подкорковым образованиям — специфическим, неспецифическим, ассоциативным ядрам таламуса, гипоталамуса, миндалине, ядрам экстрапирамидной системы, помимо этого они образуют связи со спинным мозгом через пирамидный тракт.
Наиболее важной частью третьего функционального блока мозга являются *третичные зоны коры,* которые занимают префронтальные или *лобные отделы* (см. рис. 4). Лобные отделы, по мнению А.Р. Лурии, представляют собой блок программирования намерений, оценки выполненных действий и коррекции допущенных ошибок, т.е. аппарат наиболее сложных форм регуляции целостного поведения.
В филогенезе эти отделы мозга получают мощное развитие лишь на самых поздних этапах эволюции. В.М. Бехтерев прямо указывал, что в восходящем ряду животных развитие лобных долей идет параллельно развитию интеллектуальных способностей. Действительно, обнаруживается четкий параллелизм между развитием ассоциативных ядер таламуса и ассоциативными зонами фронтальной и теменной коры, при этом степень развития ассоциативных полей коры
82
млекопитающих является показателем уровня филогенетического статуса вида и уровня его адаптивных возможностей (Байкот, Вулси, Кэмпбел и др.). Можно также отметить, что отношение площади ассоциативных полей к общей поверхности коры существенно возрастает, а площадь проекционных полей соответственно сокращается.
Особенностью префронтальной области (ассоциативных полей) мозга является ее богатейшая система связей как с нижележащими подкорковыми образованиями мозга и соответствующими отделами ретикулярной формации, так и со всеми остальными отделами коры. Эти связи носят двусторонний, а нередко моносинаптический характер и делают префронтальные отделы коры образованиями, находящимися в самом выгодном положении как для приема и синтеза сложнейшей системы афферентаций, идущих от всех отделов мозга, так и для организации эфферентных импульсов, позволяющих оказывать регулирующие воздействия на все эти структуры. Недавно группа итальянских ученых, исследуя активность нейронов (в нижнем отделе 6-го поля) коры обезьян в свободном поведении, обнаружила (в ростральной части этого отдела) новый класс «командных» нейронов. Эти нейроны разряжались в связи с двигательным актом,

имеющим определенную цель. Однако способ реализации двигательного акта, т. е. каким эффектором животное достигает цели, для этих нейронов не имеет значения. Исследователи предположили, что описанные нейроны ответственны за абстрактные команды целенаправленного действия.

Лобные доли коры целиком состоят из мелких, зернистых клеток, обладающих в основном короткими аксонами и разветвленными дендритами и таким образом несущих ассоциативные функции. Получая по
83
восходящим пучкам связей от ретикулярной формации активирующие воздействия, они сами оказывают регулирующее влияние на нее. Они придают деятельности неспецифической активирующей системы дифференцированный характер, приводя состояние активности в соответствие с различными формами поведения. Как более поздняя онтогенетическая «надстройка», лобные доли осуществляют гораздо более универсальную функцию общей организации поведения и высших форм ассоциативной деятельности. Они становятся окончательно подготовленными к деятельности у ребенка лишь 4-7-летнего возраста, когда ассоциативные пути обеспечивают нарастающее в онтогенезе совершенствование механизмов сочетательной (условнорефлекторной) деятельности головного мозга, когда верхний продольный пучок нервных волокон устанавливает связь между новыми полями лобной, теменной, затылочной и височной областей коры. Созревание ассоциативных систем мозга отражается в постепенной нормализации различных физиологических показателей организма, динамических свойств нервных процессов, а также готовности к повышенной функциональной нагрузке ассоциативных систем.

Как указывал еще И.П. Павлов, лобные доли мозга животных, помимо двигательно-кинестетических функций, выполняют сложные процессы анализа и синтеза, обеспечивающие интеграцию высших функций, формирование сложнейших временных связей. У лобэктомированной собаки не отмечается нарушений в восприятии различных экстероцептивных сигналов и в реализации простых условных рефлексов, но исчезает способность последовательно совершать выработанные до операции двигательные навыки, нарушается целенаправленная деятельность. Поведение становится фрагментарным, возникают
84
инертные стереотипные движения, нарушается память, пространственная ориентация, появляется гиперактивность.

Дальнейшие исследования позволили внести уточнения в анализ функций лобных долей мозга. Наиболее заметные изменения в поведении наступают после лобэктомии у антропоидов. Обезьяна, лишенная лобных долей, успешно осуществляет простые акты поведения, но не в состоянии дифференцировать сигналы, использующиеся в разных ситуациях (например, при последовательной смене стимулов), и, таким образом, не может выполнять программу поведения, требующую хранения следа раздражителя в памяти. Иными словами, нарушается выполнение различного рода отсроченных задач. Однако, по мнению К. Прибрама [31], разрушение лобных долей у шимпанзе ведет не столько к нарушению памяти, сколько к нарушению поведения в результате потери способности решения задач в связи с возникновением устойчивого ориентировочного рефлекса (неугасающей реакцией на всевозможные побочные раздражители). При этом животное не способно к состоянию «активного ожидания» и в условиях длительной паузы делает массу движений, не относя их к моменту ожидаемого раздражителя. Таким, образом, есть основания считать, что лобные доли являются одним из важнейших аппаратов, позволяющих животному осуществлять ориентировку не только на настоящий момент, но и на . будущее.

Нейропсихологические данные (полученные в условиях клиники) позволили выделить ряд симптомов, связанных с локальными поражениями участков лобной коры, и уточнить, таким образом, специфику их участия. Повреждение премоторной области лобного отдела мозга приводит к нарушению контроля над двигательной сферой деятельности человека. Особенно
85
тяжелые последствия наступают при поражении левого полушария, связанного с речевой функцией, в связи с этим страдает выполнение действий, вызванных словесными инструкциями, меняется уровень интеллектуальной деятельности. При повреждениях, захватывающих базальные (орбитальные) отделы любой области, которые тесно связаны с лимбическими образованиями мозга, наблюдаются симптомы, связанные непосредственно с высшим контролем внутренней мотивационной сферы организма.

Нейропсихологи и нейрофизиологи единодушно считают, что одной из наиболее существенных сторон лобного синдрома является расстройство способности к планированию адекватного поведения, учета эффекта совершаемых действий. Процессы программирования, регуляции и контроля сознательной деятельности в значительной степени зависят от префронтальных отделов. К. Прибрам [31] считает, что лобные доли формируют набор нейронных программ, придающих индивидуальному опыту известную структуру, и строят «грамматику» поведения. По мнению А.Р. Лурии [23], именно лобные доли осуществляют экстренную активацию процессов, обусловливающих сложные формы сознательной деятельности (непосредственно связанной с речью).

Обобщая литературные данные о функциональной организации мозга, о влиянии локальных разрушений коры на реализацию отдельных функций, можно констатировать факт наличия функциональной гетерогенности неокортекса и главным образом его ассоциативных областей. Хотя жесткое приурочивание целостной функции к локальному участку мозга неприемлемо, но сама идея гетерогенных функциональных локусов является продуктивной и ее следует понимать таким образом, что локальные корковые зоны могут обеспечивать выполнение некоторых специфических

86

нейрофизиологических функций. Нейрофизиологическая специфичность каждого локального участка мозга не предполагает жесткой его связи с какой-то одной психической функцией или поведенческой реакцией. Функционально гетерогенные локусы ассоциативных (префронтальных) отделов коры динамически вовлекаются в ансамблевую деятельность с различными пространственными и временными характеристиками. Конфигурация ансамбля действующих мозговых «локусов» (функциональных модулей) не остается застывшей, а экстренно меняет свою пространственную структуру (с широкой мозговой топографией). Специфичным и воспроизводимым для каждой конкретной функции или поведенческого акта является как сам пространственный паттерн взаимодействующих «участков» мозга, так и его временная динамика. В связи с этим нарушение одной и той же функции может быть следствием различных пространственно локализованных повреждений мозговой коры. В то же время известно, что выключение одного и того же локуса может вызывать нарушение не одной, а нескольких функций. Это в значительно большей степени касается иерархически высших уровней (филогенетически новых образований) функциональной системы, реализующей данную функцию.

§ 4. Концепция нейронной организации рефлекторной дуги

Психическая функция или поведенческий акт развертывается в целостной, функционирующей по рефлекторному принципу, системе, в которой влияния центральных и периферических отделов тесно взаимосвязаны и лишь их совместная деятельность обеспечивает целостную реакцию. Эта система имеет многоуровневую организацию, где каждый уровень рефлекторного

87

пути (от периферических образований до эффектора) вносит свой «специфический» вклад в нервную деятельность системы.

На основе анализа конкретных механизмов различных поведенческих актов Е.Н. Соколов [38; 39; 40] разработал *общий принцип функциональной организации рефлекторной дуги* и представил в виде схемы концептуальной рефлекторной дуги (рис.5). Структуру модели рефлекторной дуги составляют нейроподобные элементы, каждый из которых воспроизводит характеристики реальных функционально дифференцированных нейронов мозга. В результате взаимодействия элементов модель может воспроизводить всю исследуемую функцию или целостный поведенческий акт.

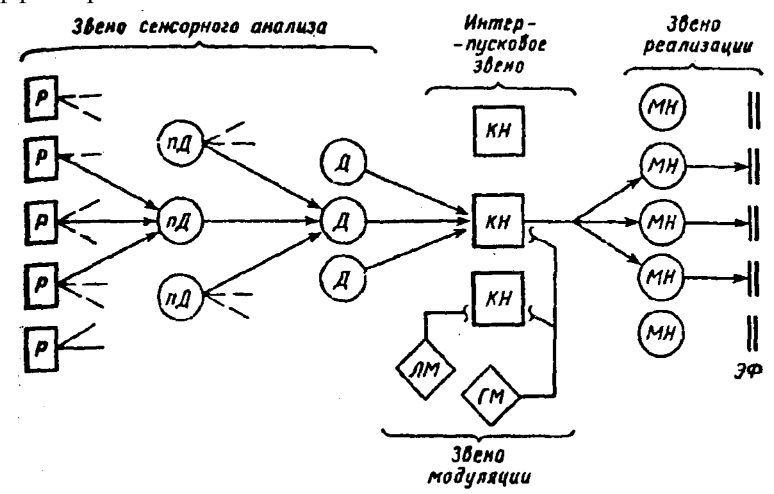
Концептуальная модель организации рефлекторного акта, по Е.Н. Соколову [39; 40], включает элементы афферентных, центральных и эфферентных звеньев рефлекторной дуги (см. рис. 5). Между рецепторными и эффекторными образованиями включены системы нейронов-детекторов, командных нейронов и модулирующих нейронов, а также популяции моторных нейронов. Нейроны-детекторы, селективно настроенные на определенные параметры раздражителя, кодируют сигналы номером канала и реализуют механизмы сенсорных анализаторов. Особенность командных нейронов состоит в том, что возбуждение системы командных нейронов может запустить целостную поведенческую реакцию или отдельный ее фрагмент. Командные нейроны характеризуются высоким порогом генерации спайковой активности, что обусловливает пороговый уровень запуска соответствующей им рефлекторной реакции. Системы командных

нейронов, запускающие различные рефлекторные акты, могут иметь разные пороги возбуждения. Набор нейронов-детекторов, подключенных к командному

88

Рис. 5. **Концептуальная модель организации рефлекторной дуги** *(по Е.Н. Соколову, 1986):*

Р— рецепторы, *пД* — предетекторы, *Д* — детекторы, *КН* — командные нейроны, *МН* — мотонейроны, *ЛМ* — локально-модулирующие нейроны, *ГМ* — генерализованно-модулирующие нейроны, *ЭФ* — эффекторы



нейрону, определяет его рефлексогенную зону, а популяция мотонейронов, составляющих мишень аксонных синапсов командного нейрона, определяет его моторную программу. Спайковая активность командного нейрона возбуждает пул связанных с ними мотонейронов и приводит к запуску локального рефлекторного фрагмента.

Модулирующие нейроны составляют особый класс элементов в структуре рефлекторной дуги. Они получают сигналы из внешней среды и внутренних органов, но выполняют функцию регуляции тонуса рефлекторной деятельности мозга. Специальным механизмом регуляции возбудимости являются нейроны модулирующей (активирующей и инактивирующей)

89

системы мозга с генерализованным (широким) спектром воздействия и локальным («избирательным») фокусом воздействия на системы, ответственные за выполнение актуализированного рефлекса. Их модулирующие воздействия осуществляются главным образом через изменение возбудимости командных нейронов, что в конечном итоге приводит к перемещению максимального возбуждения с одной системы командных нейронов на другую, в результате чего и происходит перераспределение приоритета реакций.

Поведенческие акты реализуются посредством упорядоченной организации рефлекторной дуги, в которой нервные клетки осуществляют кодирование сигналов. В концептуальной модели рефлекторной дуги Е.Н. Соколов [39; 40] рассматривает принцип кодирования (стимула и реакции) номером канала как универсальный принцип деятельности центральной нервной системы животных, находящихся на разных уровнях филогенеза.

Анализ и доставку сенсорной информации к системе командных нейронов у высших животных осуществляют сенсорные нейроны с иерархическим принципом детекторных свойств. Кора больших полушарий, образованная множеством детекторов, представляет собой целую систему анализаторов. Объединение сенсорных нейронов в функциональные модули (микро-, макро- и гиперколонки) обеспечивает встраивание в трехмерную структуру мозга многомерной системы локальных анализаторов признаков (гиперколонок). В итоге обработка сенсорной информации осуществляется по принципу кодирования номером канала одновременно во множестве параллельно задействованных сенсорных каналов.

Командные нейроны позвоночных, как и нейроны-детекторы, упорядоченно организованы в несколько функциональных уровней: нейроны высшего порядка

90

берут на себя функцию контроля и управления деятельностью командных нейронов следующего нисходящего уровня, которые запускают комплексы движений. Выходные (командные) нейроны двигательЙОЙ коры запускают дискретные двигательные акты через вовлечение в реакцию

популяций моторных нейронов стволовых и спинальных уровней. Такая иерархическая организация двигательных систем управления и запуска реакций «сверху вниз» облегчает реализацию сложных программ движений. Принцип системной организации командных нейронов позволяет при ограниченном наборе моторных элементов реализовать сложные аккорды движений.

Для системной организации командных нейронов двигательной коры также характерен принцип колончатой организации. По-видимому, он является общей закономерностью «упаковки» структур, работающих по принципу кодирования сигналов номером канала. В итоге это позволяет получить огромное преимущество при решении определенных задач, так как обработка информации и реализация поведенческих реакций осуществляются одновременно во множестве Параллельно функционирующих каналов. Таким образом, концептуальная модель рефлекторной дуги Е.Н. Соколова [38; 39; 40] выступает как общая схема взаимодействия трех описанных функциональных блоков мозга.

Глава IV. ВРОЖДЕННАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ОРГАНИЗМА

Поведение животных прежде всего направлено на индивидуальное и видовое самосохранение. В процессе филогенеза сформировался целый ряд врожденных рефлексов, каждый из которых выполняет свои конкретные функции и принимает участие в поддержании нормальной жизнедеятельности организма. Врожденные рефлексы генетически детерминированы, имеют готовую морфофункциональную основу и возникают при действии соответствующих адекватных стимулов.

Конкретные, регулярно повторяющиеся условия обитания исторически закрепили за каждым видом животных определенный фонд врожденных поведенческих реакций. Весь генетический фонд врожденных реакций отдельного индивида представляет своего рода *«видовую (генетическую) память»,* способствующую сохранению себя, своего потомства, популяции и вида. Фонд врожденных рефлексов каждого вида животных сформирован эволюцией таким образом, чтобы живому существу, появившемуся на свет и не имевшему предшествующего опыта, был присущ первичный репертуар адаптивных поведенческих реакций.

Различные формы врожденных реакций организма оказываются «готовыми» к проявлению по мере онтогенетического созревания центральной нервной системы, соответствующих им морфофункциональных систем и возникают при воздействии раздражителей, которые в филогенезе приобрели соответствующую им

92

биологическую значимость. Классическим примером такого врожденного поведения является стереотипная деятельность птенца, обеспечивающая его вылупление из яйца, сопровождающаяся резким повышением уровня бодрствования и усилением мышечного тонуса. Врожденный характер носит цеплятельный рефлекс у новорожденных обезьян, благодаря которому детеныш остается подвешенным к груди матери; к 5-6-недельному возрасту цеплятельный рефлекс заменяется хватательным, имеющим условнорефлекторное происхождение. Для многих врожденных рефлексов характерен феномен угасания (временный переход рефлекса в латентное состояние). Так, подъем головы у копытных при появлении тени над ней — врожденный рефлекс пищевого поведения, но без пищевого подкрепления он постепенно угасает. У обезьян длительно сохраняется врожденная реакция страха на высоту (хотя они никогда не встречались с высотой в индивидуальном опыте). Конкретной формой проявления этого оборонительного рефлекса является возникновение угасшего (латентного) цеплятельного рефлекса.

Исчезновение отдельных рефлексов, имеющихся у новорожденных, и появление новых (постнатальное дозревание, по Л.А. Орбели) реакций связано с тем, что онтогенетическое развитие нервной системы обычно происходит в направлении от заднего, каудального, низшего отдела мозга к переднему, ростральному, высшему. Центры простых врожденных рефлексов расположены в более каудальных отделах мозга, а «надстраивающиеся» и подчиняющие их центры — в более ростральных. Таким образом, врожденный рефлекс может проявляться до тех пор, пока высшие центры еще не созрели, но «исчезает», как только высшие центры начнут оказывать тормозное действие. Так, у новорожденного ребенка проявляется ряд врожденных

93

рефлексов, например, хватательный рефлекс (плотное сжатие кисти на прикосновение или давление на ладонь), рефлекс Бабинского (выпрямление большого пальца ноги и разведение остальных при раздражении подошвы), а также при стимуляции щеки появляются рефлекторные

движения головы и рта в форме поиска пищевого раздражителя. Эти двигательные рефлексы в процессе онтогенетического развития исчезают (переходят в латентное состояние), однако могут появиться вновь (и даже в старческом возрасте) при глубоких органических поражениях мозга.
С момента появления организма на свет он обладает всеми свойствами целостной системы, вступающей в непрерывные взаимоотношения с внешней средой. Продуктом такого взаимодействия является поведение. Бывшие ранее относительно автономными физиологические системы вступают в теснейшие функциональные взаимодействия друг с другом ради обеспечения целостных поведенческих актов. По мере онтогенетического развития начинают действовать закономерности, из которых на первый план выступают новые детерминирующие факторы. Стабильные рефлекторные связи при воздействии внешней среды обрастают массой условнорефлекторных связей, диапазон адаптивных возможностей расширяется.
В процессе индивидуального развития организмы усваивают, какие поведенческие реакции дают наилучшие результаты, и в соответствии с этим изменяют свое поведение. По каждому конкретному поводу в процессе научения формируются новые лабильные функциональные структуры. Соотношение врожденных (стабильных) и приобретенных (лабильных) механизмов функциональной деятельности организма определяет репертуар вариативности (пластичности) поведения. В реальном поведении врожденная дея-
94
тельность и индивидуально приобретенные реакции не существуют изолированно, их совместная деятельность реализуется в едином поведенческом акте. Иными словами, целостное поведение включает два вида адаптационных реакций — генотипический, обусловленный генной программой, и фенотипический, обусловленный взаимодействием генотипа и условий среды, или индивидуально приобретенный, основанный на обучении.

§ 1. Безусловные рефлексы и их классификация

Безусловные рефлексы, становление которых завершается в постнатальном онтогенезе, являются генетически заданными и жестко подогнанными под определенные, соответствующие данному виду экологические условия. Врожденные рефлексы характеризуются стереотипной видоспецифической последовательностью реализации поведенческого акта. Они возникают при первой их необходимости, при появлении «специфического» для каждого из них раздражителя, обеспечивая тем самым неуклонность выполнения наиболее жизненно важных функций организма независимо от случайных, преходящих условий среды. Характерной особенностью безусловных рефлексов является то, что их реализация определяется как внутренними детерминантами, так и внешней стимульной программой.
Как отмечает П.В. Симонов [36], определение безусловного рефлекса как наследственного, неизменного, реализация которого машинообразна и независима от достижений его адаптивной цели, обычно преувеличено. Его реализация зависит от наличного функционального состояния животного, соотносится с доминирующей в данный момент потребностью. Он может угасать или усиливаться. Под влиянием
95
раннего индивидуального опыта врожденные рефлексы претерпевают значительные изменения. Знаменитые опыты X. Харлоу (см. [23]) показали, как драматично проявляется родительский рефлекс у обезьян, изолированных в детстве от матери, когда позднее у них появляются собственные детеныши. Исследования Р. Хайнда (см. [23]) проведены в более щадящих условиях, но и они демонстрируют, как значительны изменения врожденных рефлексов обезьян под влиянием раннего индивидуального опыта. Если шестимесячный детеныш оставался несколько дней в группе обезьян без матери, хотя и был окружен повышенным вниманием других самок, в его поведении обнаруживались глубокие изменения (он чаще издавал крики тревоги, меньше двигался, проводил время в характерной сгорбленной позе, испытывал страх). Когда возвращалась мать, он проводил гораздо больше времени, держась за нее, чем до разлуки. Прежнее ориентировочно-исследовательское поведение (самостоятельное исследование окружения) восстанавливалось в течение нескольких недель. Последствия таких разлук оказались всесторонними и устойчивыми. Эти особи отличались в течение нескольких лет большой пугливостью в незнакомой обстановке (доминанта страха).
В процессе постнатального развития организма наряду с генетически запрограммированным фондом поведенческих реакций должны накапливаться и совершенствоваться различные индивидуальные формы адаптивного поведения. Это в свою очередь обеспечивает расширение его

потребностей и сферы обитания. Индивидуально приобретенные реакции, по существу, наслаиваются на врожденные (безусловные) рефлексы и обусловливают индивидуальный опыт.
Придавая большое значение безусловным рефлексам, составляющим фундамент высшей нервной дея-
96
тельности, И.П. Павлов определил необходимость инвентаризации и классификации фонда безусловных рефлексов как задачу высшей степени важности. Им самим были выделены безусловные рефлексы, направленные на самосохранение организма, основными из которых являются пищевые, оборонительные, ориентировочные и детские безусловные рефлексы. Эти рефлексы составляют большие группы разнообразных врожденных реакций. И.П. Павлов позднее отмечал, что безусловных рефлексов великое множество. Их следует подразделять и разделять [28; 29].
Попыток описания и классификации безусловных рефлексов было сделано много, и при этом пользовались различными критериями: 1) по характеру вызывающих их раздражителей; 2) по их биологической роли; 3) по порядку их следования в данном конкретном поведенческом акте.
Так, Ю. Конорский [14] всю врожденную деятельность организма разделил по критерию их биологической роли на сохранительную и защитную. К сохранительным рефлексам отнесены рефлексы, обеспечивающие регуляцию постоянства внутренней среды организма (пищевой и дыхательный рефлексы, регуляция кровяного давления, уровня глюкозы в крови и т. п.); восстановительные рефлексы (сон); рефлексы сохранения и продолжения рода (половой рефлекс, рефлексы заботы о потомстве).
К защитным рефлексам отнесены рефлекторные реакции, связанные с устранением вредных агентов, попавших на поверхность или внутрь организма (чесательный рефлекс, акт чихания и т. д.); рефлексы активного уничтожения или нейтрализации вредных раздражителей, объектов (наступательные и агрессивные рефлексы); реакции пассивно-оборонительного поведения (рефлекс отдергивания, рефлекс отступления, избегания). Все защитные рефлексы организма
97
возникают в непредвиденных критических обстоятельствах и направлены на удаление всего организма или его частей из сферы действия опасного или вредного раздражителя. В особую группу рефлексов выделены ориентировочный рефлекс на новизну, реакция нацеливания на стимул и ориентировочно-исследовательское поведение [14].
И.П. Павлов в свое время разделил безусловные рефлексы на три группы: *простые, сложные и сложнейшие безусловные рефлексы.* Среди сложнейших безусловных рефлексов он выделил следующие: 1) индивидуальные — пищевой, активно- и пассивно-оборонительный, агрессивный, рефлекс свободы, исследовательский, рефлекс игры; 2) видовые — половой и родительский. По мнению Павлова, первые из этих рефлексов обеспечивают индивидуальное самосохранение особи, вторые — сохранение вида.
И.П. Павлов придавал огромное значение изучению механизмов врожденных рефлексов животных. Он считал, что изучение врожденных рефлексов животных должно составлять филогенетическую основу человеческих действий, способствовать пониманию нас самих и развитию в нас способности к личному самоуправлению. Эта павловская мысль получила особое развитие в работах П.В. Симонова [36], по мнению которого биологическое значение безусловных рефлексов не сводится исключительно к индивидуальному и видовому самосохранению. Рассматривая прогресс исторического самодвижения живой природы как диалектически противоречивое взаимодействие тенденций самосохранения и саморазвития, И.В. Симонов развивает идею, что прогрессивное развитие безусловных рефлексов составляет филогенетическую основу совершенствования потребностей (потребностно-мотивационной сферы) животных и человека. Потребности отражают избирательную зави-
98
симость организмов от факторов внешней среды, существенных для самосохранения и саморазвития, и служат источником активности живых существ, побуждением и целью их поведения в окружающей среде. Это означает, что в эволюционном прогрессе потребностно-мотивационной сферы отражается тенденция эволюционного генеза механизмов саморазвития. С эволюционной точки зрения каждое существо занимает определенное пространственно-временное место в геосфере, биосфере и социосфере, а для человека и в ноосфере (интеллектуальное освоение мира), хотя филогенетические предпосылки последнего обнаруживаются лишь у высших животных. По мнению П.В. Симонова, освоению каждой сферы среды соответствуют три разных

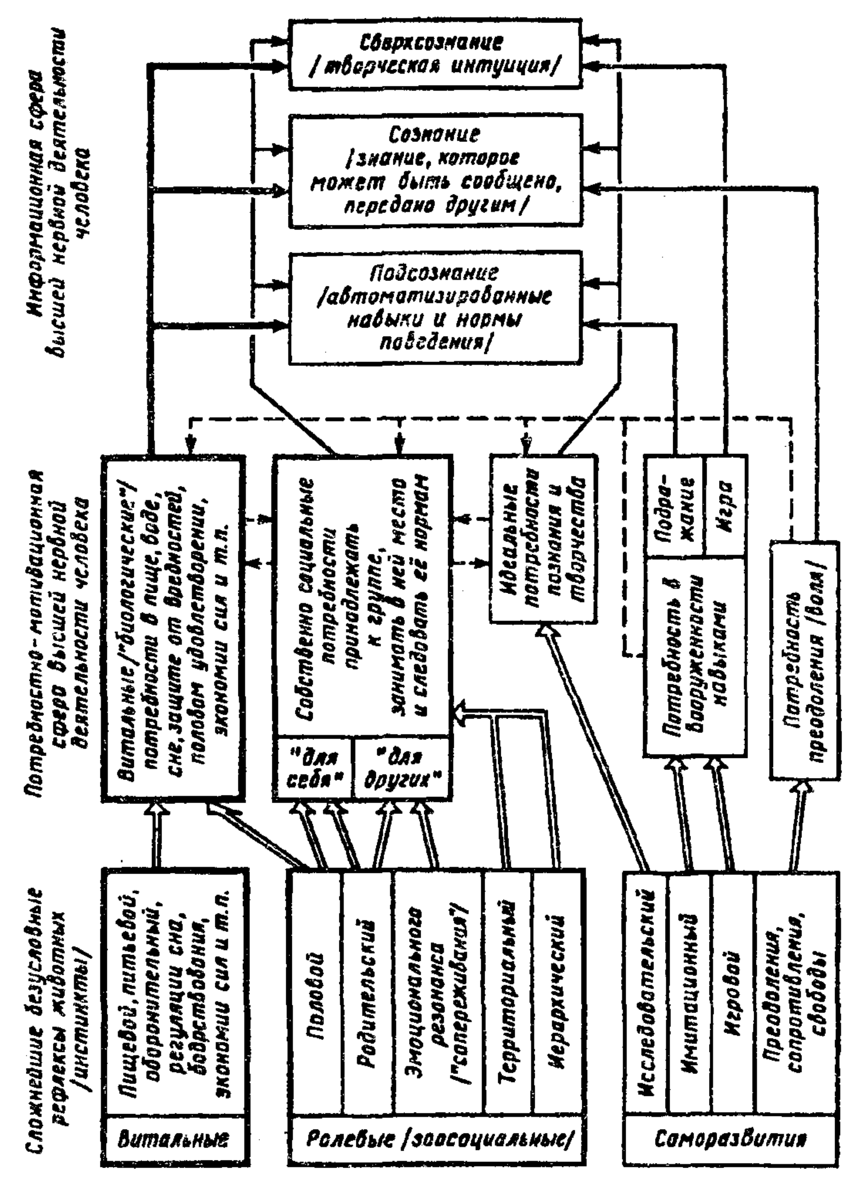
класса рефлексов: витальные безусловные рефлексы, ролевые (зоосоциальные) рефлексы и безусловные рефлексы саморазвития (рис. 6).

1. *Витальные* безусловные рефлексы обеспечивают индивидуальное и видовое сохранение организма. Сюда относятся пищевой, питьевой, регуляции сна, оборонительный и ориентировочный рефлекс (рефлекс «биологической осторожности»), рефлекс экономии сил и многие другие. Критериями рефлексов витальной группы являются следующие: 1) неудовлетворение соответствующей потребности ведет к физической гибели особи и 2) реализация безусловного рефлекса не требует участия другой особи того
же вида.

2. *Ролевые (зоосоциальные)* безусловные рефлексы могут быть реализованы только путем взаимодействия с другими особями своего вида. Эти рефлексы лежат в основе полового, родительского, территориального поведения, в основе феномена эмоционального резонанса («сопереживания») и формирования групповой иерархии, где отдельная особь неизменно выступает

Рис. 6. **Сопоставление сложнейших безусловных рефлексов (инстинктов) высших животных с потребностями человека** *(по П.В. Симонову, 1987).*

Двойные стрелки — филогенетические связи сложнейших рефлексов животных с потребностями человека, пунктирные — взаимодействие потребностей человека, сплошные — влияние потребностей на сферу сознания



100

в роли брачного партнера, родителя или детеныша, хозяина территории или пришельца, лидера или ведомого [36].

3. Безусловные рефлексы *саморазвития* ориентированы на освоение новых пространственно-временных сред, обращены к будущему. К их числу относятся исследовательское поведение, безусловный рефлекс сопротивления (свободы), имитационный (подражательный) и игровой, или, как их называет П.В. Симонов, рефлексы превентивной «вооруженности ».

Особенностью группы безусловных рефлексов саморазвития является их самостоятельность; она не выводима из других потребностей организма и не сводится к другим мотивациям. Так, реакция преодоления преграды (или рефлекс свободы, по терминологии И.П. Павлова) осуществляется независимо от того, какая потребность первично инициировала поведение и какова цель, на пути к которой возникла преграда. Именно характер преграды (стимульно-преградная ситуация), а не первичный мотив определяет состав действий в поведении, которое способно привести к цели [29].

Удовлетворение самых различных потребностей оказалось бы невозможным, если бы в процессе эволюции не возникла специфическая реакция преодоления, рефлекс свободы. То, что животное

сопротивляется принуждению, попыткам ограничить его двигательную активность, Павлов рассматривал значительно глубже, чем просто разновидность защитной реакции. Рефлекс свободы — это самостоятельная активная форма поведения, для которой препятствие служит не менее адекватным стимулом, чем корм для пищедобывательного поиска, боль для оборонительной реакции, а новый и неожиданный раздражитель для ориентировочного рефлекса.
101
П.В. Симонов [36] рассматривает *сложнейшие безусловные рефлексы животных как филогенетическую предысторию потребностей человека,* качественно преобразованных процессом культурно-исторического развития. При этом автор подчеркивает, что при сопоставлении и анализе потребностей человека и инстинктов (побуждений) высших животных не следует приписывать животным чисто человеческие черты (антропоморфизм) или низводить человека до уровня его животных предков (вульгарная биологизация). Введя понятие рефлексов саморазвития, П.В. Симонову удалось выявить филогенетические связи сложнейших безусловных рефлексов (инстинктов) животных с потребностями человека (см. рис. 6). Потребности человека разделены на три основные независимые друг от друга группы: *витальные, социальные и идеальные потребности* познания и творчества. Основные результаты анализа взаимодействия потребностей человека и их влияние на сферу сознания представлены в сводной таблице (см. рис. 6). Таким образом, сложнейшие безусловные рефлексы (инстинкты) выступают как фундаментальное явление высшей нервной деятельности, как активная движущая сила поведения человека и животных.

§ 2. Особенности организации безусловного рефлекса (инстинкта)

Инстинкт — это комплекс двигательных актов или последовательность действий, свойственных организму данного вида, реализация которых зависит от функционального состояния животного (определяемого доминирующей потребностью) и сложившейся в данный момент ситуации. Инстинктивные реакции носят врожденный характер, и их высокая видовая специфичность часто используется как таксономичес-
102
кий признак наряду с морфологическими особенностями данного вида животных.
Этологи обычно определяют инстинкт как жестко фиксированный комплекс действий организма, характеризующийся неизменной и непроизвольной «центральной программой », реализация которой определяется внешним экологически значимым стимулом. В реализации жестко фиксированных двигательных программ инстинктивных реакций пусковую функцию выполняют внешние стимулы. Внешние раздражители, составляющие в своей совокупности пусковую ситуацию, получили название *«ключевые раздражители» ,* или *релизеры* (разрешители). Каждый ключевой стимул запускает соответствующий ему комплекс стереотипных действий. Ключевые раздражители являются такими признаками внешней среды, на которые животные могут реагировать независимо от индивидуального опыта врожденным поведенческим актом. Для каждого ключевого стимула в центральной программе поведения существуют механизмы запуска соответствующей поведенческой реакции, реализация которой не зависит от последствий для организма. Таким образом, представляется, что пусковые стимулы воздействуют на поведение животных как бы принудительно, заставляя их выполнять определенные инстинктивные комплексы действий, невзирая на воспринимаемую животным общую ситуацию. Инстинктивные реакции наделяют животных набором адаптивных реакций, которые находятся в состоянии «готовности» и возникают при первой же их необходимости. Богатый набор инстинктов создает явные преимущества для ряда низших животных, но особенно для животных с коротким сроком жизни (например, насекомые) или лишенных родительских забот. Множество фактов и ценнейших этологических наблюдений содержится в трудах замечательных
103
ученых-этологов: К. Лоренца, У. Крэга, Ж. Фабра, Н. Тинбергена, Р. Шовена, Р. Хайнда, О. Менинга, Д. Дьюсбери и др.
В основе этологического исследования поведения лежит изучение «морфологии поведения» — детальное описание отдельных форм поведения и обусловливающих его механизмов. Протекание инстинкта, по К. Лоренцу и У. Крэгу, можно представить в виде схемы: эндогенное побуждение (потребность) — ключевой (спусковой) стимул — комплекс стереотипных действий (последовательность двигательных актов) — «завершающий акт».
Обычно компоненты комплекса фиксированных действий развертываются в строго определенной

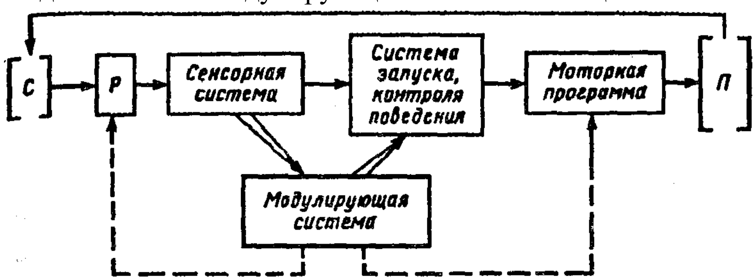
хронологической последовательности движений. Последовательность движений определяется механизмами центральной нервной системы или генетически детерминированной «моторной программой», структура которой мало зависит от афферентного входа. Согласно современным представлениям относительно простые ключевые стимулы только запускают *стереотипную реакцию* (по принципу «все или ничего»), но никак не определяют детали ее реализации. В литературе неоднократно отмечалась возможность эндогенной модуляции и реализации программы комплекса действий вхолостую, т. е. без видимого воздействия извне. Однако при анализе организации поведения часто допускалась недооценка либо внешних детерминант (факторов среды), либо внутренних (наличия специфического мотивационного состояния).

В последние годы сложилась *общая схема организации инстинктивного поведения* (рис. 7). По этой схеме ключевой раздражитель может запускать соответствующую ему программу поведенческого акта на основе «жестких», генетически детерминированных

104

***Рис. 7.* Схема организации инстинктивного поведения:**

С — стимул, *Р* — рецепция, *П* — поведенческий акт; пунктирная линия — модулирующее влияние, сплошная — деятельность модулирующей системы как оценочной инстанции



синаптических связей между сенсорными и двигательными системами. При этом действие разворачивается по принципу «ключ — замок» и реализуется в стереотипном двигательном акте. Такой поведенческий акт осуществляется вне зависимости от общей внешней ситуации. Однако в организации сложного инстинктивного поведения значительную роль в перераспределении приоритетов реакций выполняют внутренние детерминанты поведения. Актуализированная (доминирующая) потребность и возникшее на ее основе мотивационное возбуждение повышают чувствительность сенсорных систем, избирательно настроенных на внешние стимулы, адекватные данной потребности. При этом осуществляется селективная активация нервных центров, связанных с формированием и запуском определенных программ двигательных актов, направленных на поиск ключевого раздражителя. В результате селективной настройки афферентных, центральных и эфферентных звеньев центральной нервной системы появление стимула, адекватного доминирующей потребности, становится эффективным для запуска определенного стереотипного рефлекторного

105

акта. Эта схема организации инстинкта хорошо согласуется с имеющимися литературными данными о механизмах поведения [13; 20; 34; 35].

Первоначальная картина принципов нейронной организации поведенческого акта сложилась в результате исследований на низших животных. Существенным достижением для понимания механизма запуска стереотипных действий, реализации «моторных программ» было открытие командных нейронов — клеток, активация которых запускает соответствующий поведенческий акт, однако сами они не являются мотонейронами. В 1964 г. К. Вирсма с сотрудниками описали на золотой рыбке гигантские интернейроны, разряд которых определял активность целой популяции мотонейронов, реализующих движение плавников, хвоста и тела животного при избегательном поведении. Позже было показано, что организация полета насекомых, пение цикад, пищевое и оборонительное поведение моллюсков также реализуются командными клетками, большинство из которых на беспозвоночных животных удалось идентифицировать. В настоящее время накопились данные о том, что некоторые формы поведения млекопитающих также организуются по командному принципу. Из работ на беспозвоночных известно, что видоспецифичность коммуникационных сигналов обусловливается генетически детерминированной центральной программой, носителями которой являются командные пейсмекерные (ритмоводительные) нейроны, управляющие ритмическими двигательными актами. По мнению В.Л. Свидерского, такие пейсмекерные нейроны управляют центральными программами пения, полета и ходьбы.

В современной литературе описаны случаи, когда, наследственно детерминированная центральная про-
106
грамма может флуктуировать по интенсивности и полноте своего завершения. Это объясняется тем, что гены-переключатели могут влиять на пороги поведенческих актов как за счет прямого действия на нервные центры, так и непосредственно на обмен веществ или секрецию гормонов. Все эти факты говорят о том, что введенное этологами понятие «комплекс фиксированных действий» не является абсолютным, обозначающим обособленную жесткую форму поведения. Частота и форма комплекса фиксированных действий могут меняться как под действием наследственных факторов, так и среды. Дискретные фиксированные акты в естественных условиях могут объединяться в сложные цепи, которые лежат в основе целенаправленного поведения при размножении, гнездовании, коммуникации, защите зоны обитания и других жизненных актах. Наличие таких стереотипных, сразу же готовых к реализации двигательных реакций является очень важной основой адаптации животных.

Однако в структуре сложного инстинктивного поведения, кроме стереотипных реакций, выделяют пластичные формы реагирования. Иными словами, в структуре инстинктов предусмотрены механизмы внутренней активности, «собственной инициативы» выбора поведения. Эта инициатива проявляется прежде всего в активном поиске животным необходимых пусковых ситуаций и выборе наиболее эффективных способов для выполнения поведенческого акта. В инстинктивном поведении выделяют поисковую (пластичную) и завершающую (ригидную) фазы (по У. Крэгу), что аналогично подготовительной и исполнительной деятельности (по Ю. Конорскому).

Поисковая фаза инстинктивного поведения модулируется (подготавливается) актуализированной потребностью и направляется на определенную цель,
107
объект внешней среды, способный удовлетворить данную потребность. Поисковая фаза поведения является пластичной, она характеризуется переплетением врожденных и приобретенных компонентов поведения. Напротив, завершающая или исполнительная фаза поведения отличается жесткой стереотипией, а приобретенные компоненты, индивидуальный опыт на исполнительную фазу инстинкта оказывают незначительное влияние.

§ 3. Концепция драйва и драйв-рефлексы

В развитии теоретических основ организации поведения значительную роль сыграла *концепция «драйва и драйв-рефлекс»* польского физиолога и психолога Ю. Конорского [14]. По теории Ю.Конорского, деятельность мозга делится на исполнительную и подготовительную и все рефлекторные процессы входят в две категории: *подготовительные* (побуждающие, драйвовые, мотивационные) и *исполнительные* (консуматорные, завершающие, подкрепляющие).

Исполнительная деятельность связана с множеством специфических реакций на множество специфических раздражителей, поэтому эта деятельность обеспечивается познавательной или гностической системой, включающей в себя систему распознавания стимулов. *Подготовительная деятельность* связана с менее специфическими реакциями и в большей степени контролируется внутренними потребностями организма. Она анатомически и функционально отличается от системы, ответственной за восприятие и познавательную деятельность, обучение, и названа Ю. Конорским эмотивной, или *мотивационной системой* [14].

Познавательная и эмотивная системы обслуживаются различными мозговыми образованиями. По-
108
знавательная система действует через специфический отдел центральной нервной системы (специфические ядра таламуса и проекционные зоны неокортекса), а эмотивная система действует через систему мозговых образований, включающую ретикулярную формацию, неспецифические ядра таламуса и лимбический комплекс. Исполнительный вид деятельности, связанный с познавательной системой, проявляется в фазных (быстрых) реакциях в ответ на воздействие раздражителя. Подготовительная деятельность, продукт эмотивной системы, проявляется в тонических процессах, которые могут длиться и после прекращения воздействия раздражителя.

Между исполнительной и подготовительной деятельностью имеются врожденные связи. В частности, некоторые виды исполнительной деятельности избирательно активируют или подавляют некоторые драйвовые рефлексы (или мотивационные) и эмоциональные состояния

организма. В то же время каждый драйв активирует определенные системы исполнительной деятельности.

По Ю. Конорскому, нервные процессы, контролирующие подготовительную деятельность, побуждающие и направляющие организм к осуществлению целостного поведенческого акта и осуществляющие контроль готовности организма к его выполнению, — *это «драйв», побуждение, мотивация.* В основе возникновения побуждения и мотивации лежит актуализированная потребность. Те формы нервной деятельности, которые связаны с этими процессами — это драйв-рефлексы. *Драйвовые рефлексы* — это состояние мотивационного возбуждения, которое возникает при активации «центра соответствующего драйва» (например, голодовое возбуждение). Драйв — это голод, жажда, ярость, страх и т. д. По терминологии Ю. Конорского, драйв имеет антипод — *«антидрайв»,* т. е.

109

такое состояние организма, которое наступает после удовлетворения определенной потребности, после выполнения драйв-рефлекса.

Главной особенностью драйвов является общая мобилизация двигательной активности, а антидрайвов — моторная демобилизация организма и успокоение. Между каждым драйвом и соответствующим антидрайвом существуют реципрокные отношения. Различные типы драйвов также находятся во взаимно тормозных отношениях, а именно: сильный драйв-рефлекс (доминирующая мотивация) «угнетает» все остальные, но после выполнения (удовлетворения) данного драйва начинает действовать антидрайв, при этом возможно облегчение активации и проявление других драйвов (мотиваций). Таким образом, причиной редукции драйва (снижения данного мотивационного возбуждения) является биологически полезный результат завершающей фазы поведения [14].

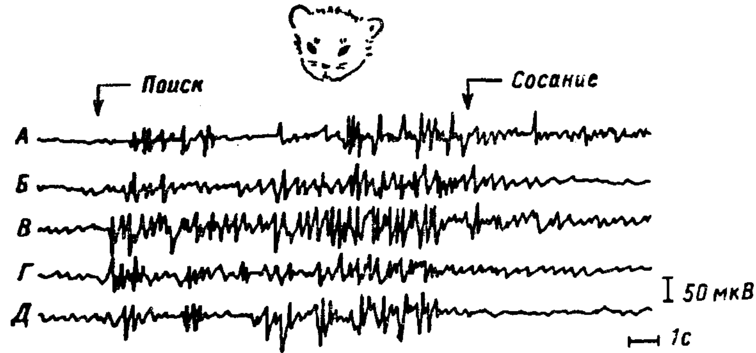
Каждый драйв характеризуется определенным поведением. Драйв, побуждение инициируют подготовительные, поисковые фазы поведения. Так, драйв голода инициирует пищедобывательную реакцию, проявляющуюся в двигательном беспокойстве и активации сенсорных систем (рис. 8). Конечной фазой пищедобывательного поведения является исполнительный, консуматорный пищевой рефлекс — это жевание и глотание пищи. Это означает, что исполнительные рефлексы связаны с определенным безусловным раздражителем, на который был направлен поиск. Запуск исполнительного пищевого рефлекса осуществляется при участии сенсорной (обонятельной и вкусовой) рецепции.

Драйв страха обусловливает подготовительный оборонительный рефлекс и может выражаться либо в замирании, либо в избегании данной ситуации; ярость выражается в наступательном рефлексе и т. д. В струк-

110

Рис. 8.* Электроэнцефалографические корреляты поискового пищевого поведения котенка *(по К.В. Шулейкиной, 1987).

А — ядро гипоталамуса, *Б* — вентромедиальное ядро таламуса, *В* — амигдала, *Д* — мезэнцефалическая ретикулярная формация



туре ориентировочно-исследовательского поведения Ю. Конорский выделяет собственно ориентировочный рефлекс на новизну раздражителя (драйв новизны), включающий реакцию нацеливания органов чувств на новый стимул, и подготовительный исследовательский рефлекс, инициируемый потребностью организма в новых стимулах, драйвом сенсорного голода.

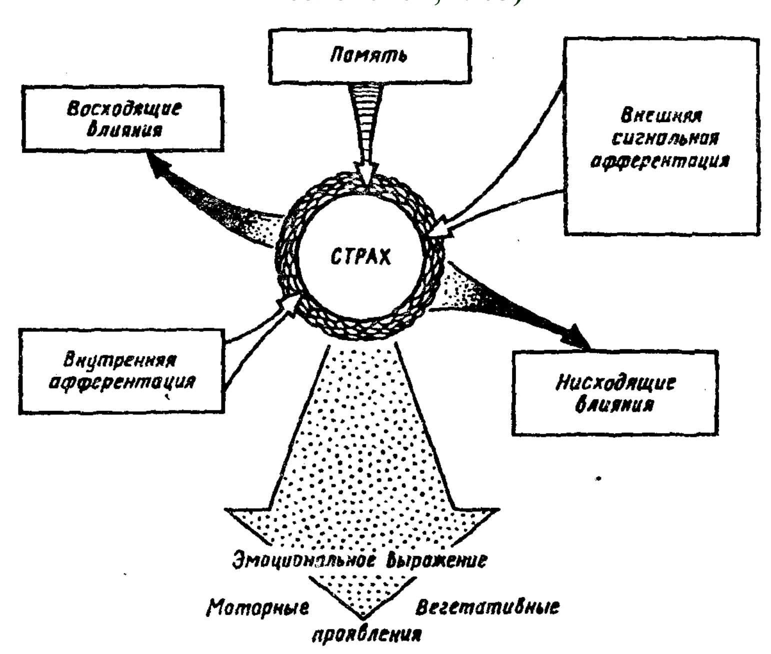
В реализации оборонительных безусловных рефлексов значительную роль играет состояние страха. Драйв страха выполняет функцию снижения порогов к внешним стимулам и создает генерализованное возбуждение в широком комплексе мозговых образований, что проявляется в

комплексе психосоматических реакций (рис. 9).

Биологическая защитная роль страха в сохранении жизни индивида диктует два способа избегания опасности, две тактики обороны — активную и пассивную. При активном оборонительном рефлексе у животного

111

Рис. 9. Возникновение реакции страха и его влияния (по А.В. Вальдману, ММ. Козловской, 1973)



мобилизуются все силы для того, чтобы как можно быстрее покинуть опасную зону. Пассивный способ защиты — это сохранение состояния неподвижности, чтобы таким образом остаться незаметным для хищника или чтобы своими реакциями не вызвать у него соответствующей агрессивной реакции. Поэтому наиболее часто в экспериментах у животных вырабатывают пассивные и активные рефлексы избегания.

В интеграцию оборонительного поведения вовлекается большой комплекс активирующих и тормозных мозговых структур, работающих с постоянным динамическим равновесием в контроле различных проявлений активной и пассивной защитной реакции. Предполагается, что выбор активных или пассивных

112

реакций зависит от реципрокных отношений в динамической системе запуска безусловного оборонительного рефлекса.

Активно-оборонительный рефлекс может быть получен путем электрической стимуляции среднего мозга (его центрального серого вещества, миндалины, покрышки и некоторых гипоталамических образований), а стимуляция перегородки, хвостатого ядра, гиппокампа, базолатеральных отделов миндалевидного комплекса сопровождается снижением агрессивности, состоянием «умиротворения» животного. Раздражение отдельных точек гипоталамуса создает у кошки картину «чистого» страха, без признаков боли, а определенных ядер миндалины — реакции страха и ярости. Реакция активного избегания (типа «побег») в большинстве случаев может быть получена при стимуляции ростральной части латерального ядра миндалины, центрального ядра и внутренней капсулы (разрушение этих зон избирательно подавляет «побег»).

Роль среднего мозга в генерализации состояния страха и в организации оборонительного поведения существенна. Эта область мозга является не просто местом переключения нервных путей, а важной интегративной субсистемой для обеспечения фрагментов поведения, не имеющих целевой или пространственной координации, а в значительно большей степени связанной с эмоциональными состояниями. Так, в центральном сером веществе и в гипоталамических структурах мозга у кошек и крыс были обнаружены нейроны, активность которых возникала только в состоянии ярости во время драки, а во время других видов поведения эти единичные нейроны были неактивны. Во время стимуляции центрального серого вещества защитные реакции обезьян проявляются в специфических формах поведения атаки, защиты и

113

побега, что интерпретируется вовлечением систем, имеющих отношение к интеграции боли и генерализации состояния страха. Предполагается, что вентролатеральная часть центрального серого вещества среднего мозга является критической для адекватного выражения страха у животных.

Субъективные переживания, по Конорскому, возникающие у человека и животных в связи с определенными видами драйвов и антидрайвов, рассматриваются как эмоции, т. е. как эмоциональный аспект активности, связанный с двумя противоположными состояниями — драйва и антидрайва.

Эмоции присущи человеку и высшим животным. У животных об эмоциях обычно судят по внешним эмоциональным проявлениям, которые генетически закреплены у каждого вида и определяются характерным сокращением мышц, позой, состоянием шерсти, положением хвоста, ушей и т. д. Биологический смысл эмоциональных реакций у животных состоит в том, что они служат индикатором эмоционального состояния, дистантным сигналом для других особей вида. Эмоциональное выражение закрепилось в ходе эволюции как одна из форм «сигнальной» деятельности.

Реализация поведенческих реакций получает субъективное отражение в виде «эмоциональных переживаний», сопровождающихся изменениями в соматической и висцеральной сферах. «Кто отделил бы в безусловных сложнейших рефлексах (инстинктах), — писал И.П. Павлов, — физиологическое соматическое от психического, т. е. от переживаний могучих эмоций голода, полового влечения, гнева и т. д.?» [30, т. III, кн. 2, с. 335].

«Эмоциональное переживание» отражается в комплексе вегетативных реакций, при этом возникают кожно-гальваническая реакция (КГР), изменение

114

частоты сердечных сокращений, кровяного давления, амплитуды и ритма дыхания, потоотделения, расстройства пищеварительной системы и т. п. Кроме вегетативных реакций возникают также и соматические изменения (мимики, позы), возможны возникновения эмоционального шока в виде гипертонуса, своеобразного «окаменения», обусловленного контрактурой скелетных мышц.

Эмоция является отражением в мозговых структурах силы потребности и вероятности ее удовлетворения в данный момент, в данной ситуации [34]. Эмоции, как и мотивации, отражая отношения между восприятием и действием, связаны с механизмами контроля эффективности поведения, его конечной целью, вследствие чего они возникают как результат взаимодействия рефлексов или как минимум двух рефлексов. Так, например, безусловная специфическая пищевая мотивация обусловливает избирательную активацию (голодовым возбуждением) сенсорных моделей внешних объектов, способных удовлетворить пищевую потребность. Это протекает по следующей схеме: воздействие метаболических сдвигов на интерорецепторы — активации энграмм сенсорных моделей пищевого объекта — поисковая пищедобывательная активность. Далее сама пища как безусловный раздражитель целенаправленного пищедобывательного поведения вызывает врожденную эмоциональную реакцию, которая возникает в результате конвергенции голодового возбуждения от побуждающего раздражения (метаболические сдвиги) и афферентного возбуждения от подкрепляющего безусловного стимула (пища вызывает возбуждение вкусовых и обонятельных рецепторов). Врожденная реакция на болевое раздражение также имеет два сенсорных компонента: один связан с характеристиками стимула (его локализацией, остротой или тупостью и т. д.),

115

другой — с эмоциональной окраской болевого воздействия, отражающей меру болевого ощущения [34].

Из вышеизложенного следует, что сложнейшие безусловные рефлексы — это врожденный целостный поведенческий акт, системное морфофизиологическое образование, включающее в себя побуждающие и подкрепляющие компоненты (подготовительные и исполнительные рефлексы). Инстинктивное поведение реализуется внешними и внутренними детерминантами путем «оценки» соотношений между значимыми компонентами среды и внутренним состоянием организма, определяемым актуализированной потребностью.

Глава V. ОБУЧЕНИЕ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Окружающая среда постоянно задает организму нестандартные, часто неожиданные условия жизнедеятельности, и для их активного преодоления в процессе эволюции возник более совершенный способ приспособления: к врожденным программам поведения добавляются выученные, основанные на собственном жизненном опыте, индивидуальные для каждого человека и животного формы поведения. В основе индивидуального приспособительного поведения лежат различные формы научения.

§ 1. Привыкание как стимул-зависимое обучение

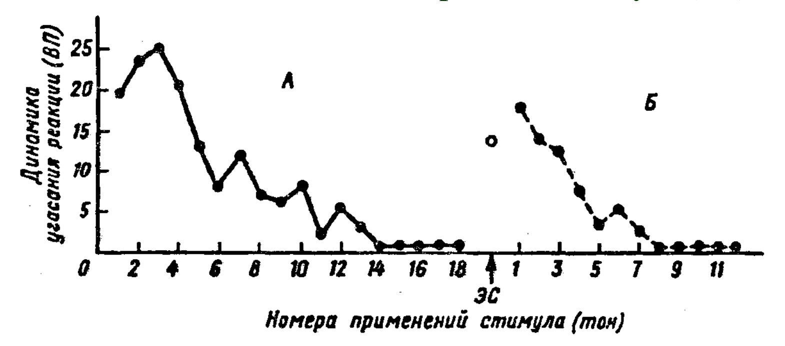
Привыкание представляет собой наиболее распространенный вид обучения в животном мире. Важным биологическим механизмом приспособления к окружающей среде является «научение не отвечать» на раздражители, теряющие «значение» для организма. Такую форму индивидуального приобретения опыта называют *привыканием.* Привыкание проявляется в форме постепенного угасания реакций организма при повторяемости или длительной экспозиции раздражителя. Такой процесс У.Х. Торп в 1963 г. назвал «негативным научением».

Привыкание или «негативное научение» Е.Н.Соколов [38] определяет как стимул-зависимое обучение, поскольку эффект состоит в том, чтобы научиться избирательно не реагировать только на определенный.

117

стимул. Специфичность привыкания проявляется относительно параметров действующего раздражителя. Изменение любого параметра раздражителя вызывает восстановление угашенной реакции (рис. 10).

Рис. 10. **Схема угашения реакции на применение тест-стимула (серии *А* и *Б*) и ее восстановление после постороннего стимула *(ЭС)***



Механизм избирательного привыкания (игнорирования «незначащих» стимулов) необходим для экстренного выделения меняющихся сигналов. В процессе эволюции привыкание выступает как универсальный механизм, обеспечивающий способность подавлять «лишние» реакции на несущественные, стабильные (неинформативные) раздражители и адекватно реагировать на полезные или вредные (информативные) сигналы среды. Эта способность в значительной степени присуща человеку и высшим животным, развитый мозг которых позволяет тонко дифференцировать значения огромного количества раздражителей и экстренно реагировать большим разнообразием поведенческих действий.

Привыкание присуще организмам всех ступеней эволюции и связано с таким фундаментальным свойством нервной ткани, которое не обязательно требует

118

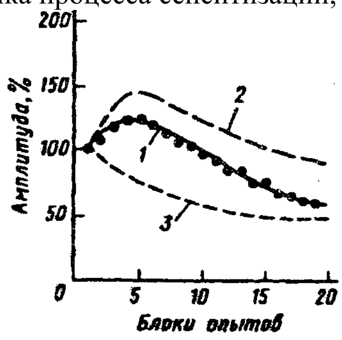
сложных нейронных сетей. Иными словами, привыкание представляет собой не менее универсальное свойство живой материи, такое, как раздражимость или возбудимость. Однако в филогенетическом ряду безгранично возрастает спектр поведенческих реакций и соответственно прогрессивно возрастает вклад процесса привыкания в механизмы деятельности центральной нервной системы и поведения. Степень его выраженности зависит от факторов, связанных с раздражителем (специфичностью и силой), а также состоянием организма (Е.Н. Соколов).

Динамика привыкания обычно описывается отрицательной экспоненциальной кривой, но при увеличении интенсивности стимула отмечается первоначальное усиление реакции, природа которой оставалась неизвестной (рис. 11). Из опубликованных в 1972 г. П. Гроувсом и Р.

Томпсоном экспериментальных данных следовало, что величина реакций, вызываемых повторяющейся стимуляцией, есть результат развития двух независимых процессов — собственно привыкания (угасания, габитации) и сенситизации (дегабитуации, фасилитации, облегчения, сенсибилизации) (рис. 11). В 1982 г. эти исследователи высказали гипотезу, что каждый стимул оказывает на центральную нервную систему двоякое воздействие:

Рис. 11.* Динамика угашения рефлекторной реакции на повторную стимуляцию *(по P. Groves, R Thompson, 1972);


1 — угашение реакции, *2* — динамика процесса сенситизации, *3* — привыкание



119

а) вызывает ответ по прямому наиболее короткому (специфическому) пути «стимул—дискретная реакция» и б) изменяет «состояние» организма (общий уровень возбуждения и активации). По этой теории привыкание: 1) развивается (монотонно экспоненциально) и достигает асимптоты; 2) прямо зависит от частоты стимула и обратно — от интенсивности; 3) спонтанно исчезает при прекращении стимуляции; 4) прогрессивно развивается при повторении серий стимуляций; 5) на « посторонний », тестовый стимул переводится в процесс генерализации (усиление реакции, «отвыкание»).

Сенситизация (усиление возбуждения или величины ответной реакции) происходит: 1) не по прямому пути, а в системах «состояний» ; 2) в начале процесса реакция растет, затем падает до нуля; 3) при малых интенсивностях сенситизация может не происходить; 4) сенситизация приводит к генерализации ответа на тестстимул; 5) отвыкание, вызванное экстрастимулом, есть процесс сенситизации; 6) при регулярном предъявлении сильных стимулов может быть выработана временная сенситизация (реакция на время).

Пластические реакции привыкания и сенситизации развиваются относительно независимо друг от друга, но взаимодействуют и в процессе их интеграции формируется выходной сигнал нервной системы.

Привыкание в той или иной степени присутствует в самых разных рефлексах. Наиболее отчетливо привыкание выражено в структуре ориентировочного рефлекса [35; 36; 37]. Ориентировочный рефлекс входит в структуру ориентировочного поведения, ориентировочно-исследовательской деятельности. Ориентировочное поведение животного может быть разной степени сложности. Довольно простой формой ориентировочного поведения является безусловнорефлекторная ориентировочная реакция (непроизвольное

120

сенсорное внимание), вызванная неожиданным или новым для животного раздражителем. Эту реакцию часто называют рефлексом настораживания, тревоги, удивления и т. д.

Более сложная форма — *ориентировочно-исследовательская деятельность* — особенно четко проявляется в новой обстановке. Ориентировочный рефлекс здесь также направлен на определение «значимости» раздражителя, а исследовательская активность в новой обстановке может быть направлена как по принципу исследовательского освоения новизны, любопытства, так и настроенной на поиск раздражителя, объекта, способного удовлетворить потребность.

Ориентировочный рефлекс впервые был квалифицирован как рефлекс «Что такое?» И.П. Павловым в 1927 г. Им было отмечено особое действие неожиданных посторонних раздражителей, играющих роль помех (внешний тормоз) в осуществлении условных рефлексов. Эта «предуведомительная реакция», по выражению И.М. Сеченова, составляет установку организма на выяснение характера совершающихся событий, определение, их возможного значения для его жизни.

Основное функциональное назначение ориентировочного рефлекса состоит в повышении

чувствительности анализаторов для наилучшего восприятия воздействующих раздражителей и определения их значения для организма [13; 35]. Таким образом, любой вид анализа раздражителей происходит при активном участии ориентировочного рефлекса.

Ориентировочный рефлекс есть сложный рефлекторный процесс, захватывающий ряд функциональных систем и проявляющийся в целом комплексе реакций. Ориентировочный рефлекс развивается во времени через два состояния нервной системы. Начальная фаза, которой как бы стартует ориентировочная

121

реакция, выражается прекращением текущей деятельности с фиксацией позы. Это общее или превентивное, по П.В. Симонову, торможение, которое возникает на появление любого постороннего раздражителя с неизвестным сигнальным значением. Затем состояние «стоп-реакций» переходит в реакцию вздрагивания (или общей активации).

На стадии общей активации весь организм приводится в состояние рефлекторной готовности к возможной встрече с чрезвычайной ситуацией. Мобилизация самозащиты организма при встрече с новым стимулом, объектом выражается в общем повышении тонуса всей скелетной мускулатуры. На этой стадии ориентировочный рефлекс проявляется в форме поликомпонентной реакции, включающей поворот головы и глаз в направлении стимула, депрессию альфа-ритма (реакция десинхронизации, «arousal» в ЭЭГ), изменение кожногальванической реакции (КГР), сердечного и дыхательного ритмов, сосудистую реакцию, повышение сенсорной чувствительности. Это так называемая стадия «неспецифической настройки». Фиксация поля раздражителя является толчком для развертывания второй фазы ориентировочного рефлекса — процесса дифференцированного анализа внешних сигналов. Поликомпонентный состав ориентировочного рефлекса свидетельствует о его сложной морфофункциональной организации. Ориентировочный рефлекс является результатом динамического взаимодействия между множеством различных образований специфических и неспецифических систем мозга.

Очевидно, в нормальных, оптимальных условиях динамика процесса имеет корково-лимбико-таламическое направление, замыкающееся вновь на кору. Быстро приходящий по специфическому пути в проекционные зоны коры «сигнал» дает ту первичную информацию о параметрах раздражителя, которая

122

необходима для ее встречи на каком-то уровне нервной системы с возбуждением, идущим по неспецифическим путям, облегчающим продленный и развернутый корковый анализ параметров и значимости данного раздражителя.

Выделяют два рода неспецифической активации — *фазическую и тоническую.* Фазическая активация возникает на появление стимула экстренно, с коротким латентным периодом, длительно сохраняется на включение стимула, к которому вырабатывается привыкание. Тоническая реакция возникает с большим латентным периодом, лабильна. Тоническая активация модулируется возбуждением диффузной мезенцефалической (стволовой) ретикулярной формации и часто распределена по коре генерализованно.

Различают также *генерализованную и локальную* неспецифическую активацию. Появление стимула вызывает генерализованное возбуждение коры, что проявляется в реакции генерализованной депрессии альфа-ритма (или реакции десинхронизации). По мере повторного воздействия стимула (привыкания) генерализованная реакция уступает место локальной десинхронизации. Локальная десинхронизация длительно сохраняется в проекционной зоне анализатора, соответствующего модальности воздействующего стимула.

Начальный этап ориентировочного рефлекса, возникновение комплекса рефлекторных реакций (генерализованный ориентировочный рефлекс) связывают главным образом с активацией стволовой ретикулярной формации и генерализованным возбуждением коры (стадия «общей активации» организма). В развитии второй фазы (анализа стимула) ведущее место занимает корково-лимбико-таламическая интеграция. Это обеспечивает специйализированность, направленность процессам анализа «новизны» и «значимости»

123

стимула. Важное значение в этом процессе имеют механизмы взаимодействия коры головного мозга и отдельных структур лимбической системы. Для фазы анализа стимула характерно быстрое угашение многих компонентов генерализованного ориентировочного рефлекса (вегетативные компоненты и кожно-гальваническая реакция угасают). Более устойчиво удерживаются локальные проявления ориентировочного рефлекса в вице депрессии альфа-ритма и вызванных потенциалов

в проекционных зонах коры (в специфических системах). Таким образом, постепенно компоненты ориентировочного рефлекса полностью угасают.

Как указывалось выше, любое изменение в параметрах привычного раздражителя или появление нового стимула (экстрастимула) приводит к восстановлению ориентировочной реакции *(эффект «растормаживания»)* (см. рис. 10). Однако по сравнению с исходным уровнем после «растормаживания» реакция восстанавливается частично и значительно быстрее угасает. Данное свойство получило название «потенциация (накопление) привыкания» и является веским доказательством того, что процесс привыкания — один из видов научения.

Систематические экспериментальные исследования ориентировочной реакции на сигнальные и несигнальные раздражители позволили Е.Н. Соколову [38; 39; 40] создать оригинальное представление об условиях возникновения и функциональном назначении ориентировочного рефлекса, которое широко известно как *концепция «нервной модели стимула».* Согласно гипотезе Е.Н. Соколова в результате повторения стимула в нервной системе формируется «модель», определенная конфигурация следа, в которой фиксируются все параметры стимула. Ориентировочная реакция появляется в том случае, когда имеется «сиг-

124

нал» рассогласования между действующим раздражителем и «нервной моделью», сформированной для ранее встречавшихся стимулов. Если действующий стимул и нервный след, оставленный предшествующими раздражителями, совпадают, то ориентировочная реакция не возникает, если же не совпадают, то ориентировочная реакция возникает и оказывается в некоторых пределах тем интенсивнее, чем больше различие между новым и предшествующими раздражителями.

Исходя из того, что ориентировочный рефлекс возбуждается импульсами рассогласования афферентного раздражения с нервной моделью ожидаемого стимула, следует, что ориентировочная реакция будет длиться в течение всего времени, пока эта разница имеет место. Если параметры раздражителя совпадают с «моделью» стимула, то блокируется пропуск импульсов на активирующую ретикулярную формацию и через нее на эфферентные механизмы реализации рефлекса [38; 39; 40].

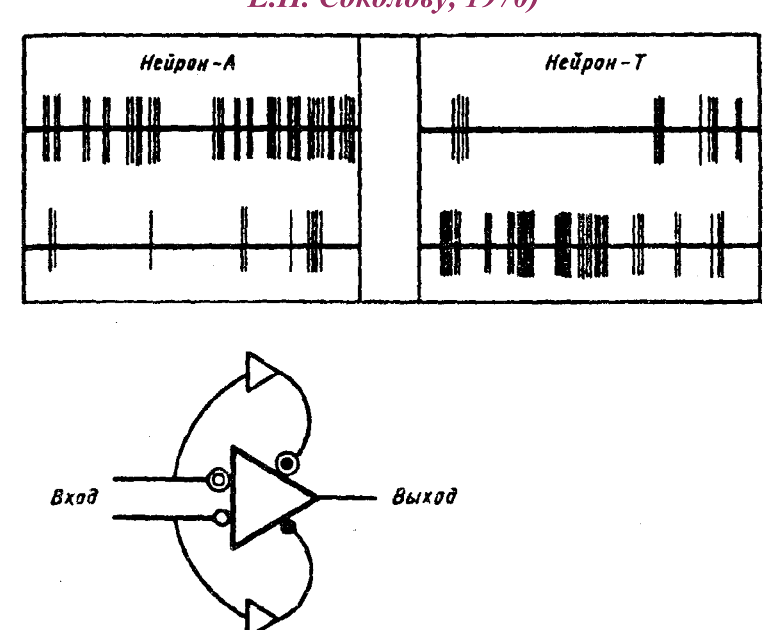
По мнению Е.Н. Соколова, формирование «нервной модели стимула» начинается с выделения отдельных признаков стимула нейронами-детекторами проекционных областей коры. Под влиянием многократного задействования афферентных путей избирательные свойства детекторов могут усиливаться. Детекторы, настроенные на параметры воздействующего стимула, приобретают преимущество в скорости проведения и величине вклада, вносимого ими в специфические рефлексы. Облегчение одних детекторов и инактивация детекторов с близкими селективными характеристиками обеспечивают надежную дифференцировку раздражителей и анализ знакомых и незнакомых объектов.

Нейроны-детекторы конвергируют на множество нейронов «внимания», представленных пирамидными клетками гиппокампа и новой коры. Нервная модель

125

стимула строится на множестве интегративных (пирамидных) нейронов гиппокампа и новой коры за счет трансформации синапсов, через которые к ним подключены нейроны-детекторы (рис. 12). Внешний стимул через возбуждение детекторов отобразится в возбуждении определенной популяции (матрицы) синапсов на совокупности пирамидных нейронов ассоциативной коры и гиппокампа. Под влиянием многократного повторения раздражителя потенциируется определенная матрица (набор) синаптических контактов. Матрица потенциированных синапсов, связанных с определенными свойствами раздражителя, объекта,

Рис. 12. **Угашение реакций нейронов гиппокампа, отвечающих возбуждением (А-тип) и торможением (Т-тип) на стимулы (1-е и 9-е применения света). Представлена схема нейронной сети, обеспечивающая избирательное «привыкание» к стимулу** ***(по Е.Н. Соколову, 1970)***



126

храня «конфигурацию сигнала», является «нервной моделью стимула» [38; 39].

Таким образом, привыкание (состояние невнимания) носит избирательный характер. Изменение параметров «старого» стимула приводит к возобновлению реакции (состояния внимания) по признаку «новизны». Однако всякая «новизна» — это качество относительное, выступающее по сравнению лишь с каким-то стабильным фоном. При этом раздражитель, являющийся «старым» в одних условиях, может вызвать эффект «новизны», если перенести его в другую, в целом также привычную обстановку, в которой данный объект ранее не появлялся. Отсюда следует, что всякая «новизна» существует только на фоне тех устойчивых следов, которые хранятся в системе памяти нейронов.

Специфической особенностью ориентировочной реакции является то, что она обладает большой подвижностью и лабильностью, т. е. легко вспыхивает и столь же легко угасает, когда она себя исчерпала. Наличие подвижного и лабильного механизма привыкания, выработка условнорефлекторного бездействия в связи с отсутствием у раздражителя сигнального значения биологически оправданы. Иначе говоря, ориентировочный рефлекс уподоблен безусловным рефлексам, но в отличие от них протекает как типичный условный рефлекс. Е.Н. Соколов же рассматривает привыкание как универсальную форму простейшего отрицательного условного рефлекса, в котором условным сигналом может быть любой раздражитель, а безусловным — биологическая безразличность (подкреплением в этом случае выступает внутреннее состояние, которое соответствует отсутствию раздражителя) [38].

Таким образом, ориентировочная реакция является результатом активности весьма сложной функциональной системы, видоизменяющей деятельность

127

многих других функциональных систем организма. Биологическое значение механизма ориентировочного рефлекса нельзя свести лишь к обострению восприятия, к узнаванию потенциально опасных раздражителей Очевидна роль этой реакции в формировании любых проявлений приспособительной деятельности организма, индивидуального опыта, научения.

§ 2. Условные рефлексы как эффект-зависимое обучение

Условные рефлексы составляют определенный фонд «знаний», индивидуального опыта животных и человека. Они формируются (накапливаются) при определенных условиях индивидуальной жизни организма и исчезают при отсутствии соответствующих условий, отличаясь тем самым от врожденных форм приспособления. Результаты условнорефлекторного научения часто

включаются в качестве скрытых, едва заметных компонентов в сложные поведенческие акты.

Все условные рефлексы были разделены на *классические и инструментальные.* Это два вида поведенческих реакций, которые описывают как условнорефлекторное поведение и оперантное поведение (Б. Скиннер) или *классическое и инструментальное* обусловливание (Э.Р. Хилгард), или *условные рефлексы. I и II типов* (Ю. Конорский).

В случае выработки классического условного рефлекса через определенные интервалы после условного раздражителя предъявляется какой-либо подкрепляющий (безусловный) стимул. Подкрепление следует за условным стимулом независимо от того, будет ли реакция животного или ее не будет. В период упрочения ассоциативной связи между условным стимулом и безусловным подкреплением проба изолированно-

128

го действия условного стимула вызывает условную реакцию. Условный ответ полностью или частично имитирует безусловную реакцию.

В павловской школе индикатором формирования и функционирования условного рефлекса служила, как известно, величина секреции околоушной слюнной железы собаки. После нескольких сочетаний условного и безусловного раздражителей, например звука и пищи, изолированное предъявление условного раздражителя (звука) вызывало слюноотделение. В процедуре сочетания условного и безусловного раздражителей безусловный раздражитель (пища) выступает в роли подкрепления. Если условный раздражитель повторно применять без подкрепления, наблюдается угашение, т.е. условнорефлекторный ответ постепенно уменьшается и в конечном итоге прекращается. Однако после перерыва вновь восстанавливается, но без подкрепления быстро угасает.

Основным признаком условного рефлекса является то, что стимул в процессе образования временной связи (научения) вместо свойственной ему безусловной реакции начинает вызывать другую, ему несвойственную. Сигнал изменяет свое действие под влиянием последующего значащего для организма эффекта. Сигнал приобретает значение этого эффекта. Такое обучение Е.Н. Соколов назвал эффект-зависимым [38].

В инструментальных условных рефлексах значительную роль выполняет внутренняя активность животного. По определению Ю. Конорского, «...инструментальные условные рефлексы — это рефлексы, в которых в ответ на данный раздражитель производится движение, выполняя которое животное либо обеспечивает себя привлекающим безусловным раздражением... либо избегает отвергаемого раздражения» [14, с. 308]. Согласно Э.А. Асратяну, инструментальные рефлексы — это рефлексы, в которых непременным

129

условием является осуществление тех или иных двигательных реакций (как для получения вознаграждения, так и для избавления от болевого стимула), где движение всегда имеет сигнальное значение. Из определений следует, что инструментальный рефлекс характеризуется активным поведением животного, направленным на получение биологически полезного результата. Этот полезный результат и является подкреплением в инструментальных рефлексах. При этом выработка инструментальных рефлексов происходит по «закону эффекта» Э. Торндайка.

Классификация условных рефлексов. Часто условные рефлексы обозначают по названию безусловных рефлексов, на основе которых они выработаны: пищевой, оборонительный, ориентировочный и т. п.

По афферентному звену рефлекторной дуги, в частности по рецепторному признаку, выделяют две большие группы условных рефлексов: экстероцептивные и интероцептивные. Иногда выделяется как отдельная группа проприоцептивные условные рефлексы.

Среди экстероцептивных условных рефлексов в соответствии с модальностью условного раздражителя выделяют зрительные, слуховые, обонятельные, вкусовые, тактильные и температурные. Экстероцептивные условные рефлексы могут быть выработаны на вид предметов, отношение между ними по величине, форме, цвету; на силу, высоту и тембр звука; на различные запахи и вкусовые раздражения; на механические и температурные раздражения кожи и т. д. Экстероцептивные условные рефлексы играют роль во взаимоотношениях организма с окружающей средой, поэтому они образуются относительно быстро. Так, например, у собак для этого необходимо примерно 5...20 сочетаний экстероцептивного условного раздражителя с безусловным рефлексом. При подкреплении,

130

совпадающем с актуализированной потребностью такие условные рефлексы быстро

специализируются и укрепляются.
Интероцептивные условные рефлексы образуются при сочетании раздражения рецепторов внутренних органов с каким-либо безусловным рефлексом. Соответственно наличию разных типов интероцепторов (механорецепторов, хеморецепторов, осморецепторов и рецепторов объема) вырабатываются условные рефлексы при механическом раздражении внутренних органов, увеличении в них давления, изменении химизма крови, осмотического давления, температуры и т. д. Например, сочетание возбуждения рецепторов желудка (при наполнении желудка водой или раздувании его специальным баллончиком) с электрическим раздражением лапы собаки приводит к образованию интероцептивного условного рефлекса, когда в ответ на наполнение желудка животное реагирует оборонительной реакцией (движением конечности). Интероцептивные условные рефлексы образуются медленнее экстероцептивных, для их укрепления необходимо примерно 50... 150 сочетаний условного и безусловного раздражителей. Интероцепторы всех типов выполняют две основные функции: во-первых, они составляют афферентное звено специальных вегетативных рефлексов (организуемых относительно автономными функциональными системами), играющими важную роль в поддержании гомеостаза в организме; во-вторых, посылая информацию о состоянии внутренних органов, они влияют на состояние центральной нервной системы и оказывают воздействие на высшую нервную деятельность. У человека интероцептивная импульсация остается в сфере бессознательного, однако часть ее осознается, например, связанная с голодом, жаждой и др. Условнорефлекторная реакция на интероцептивный раздражитель более
131
диффузная и генерализованная, чем на экстероцептивный раздражитель.
Интероцептивные и экстероцептивные условные рефлексы находятся в тесной взаимосвязи. Соотношение рефлексов на внешние раздражители и раздражители внутренней среды (вегетативные рефлексы) может меняться. Они могут усиливать и ослаблять друг друга в зависимости от условий окружающей среды и внутренних потребностей организма. При исследовании взаимоотношений этих рефлексов необходимо учитывать силу условных и безусловных раздражителей: при специально подобранных раздражителях можно наблюдать преобладание более сильного рефлекса.
По эфферентному звену рефлекторной дуги, в частности по эффектору, на котором проявляются рефлексы, выделяют две группы условных рефлексов: вегетативные и двигательные, инструментальные.
К вегетативным условным рефлексам относятся классический слюноотделительный условный рефлекс, а также целый ряд двигательно-вегетативных рефлексов — сосудистые, дыхательные, пищевые, зрачковый, сердечный и т. п. Отдельные вегетативные условные рефлексы могут вырабатываться достаточно легко. Например, если сочетать звук метронома с вдыханием собакой смеси воздуха с повышенным содержанием углекислого газа (до 7-8%), то после нескольких таких сочетаний один лишь звук метронома будет вызывать гипервентиляцию легких, т. е. образуется дыхательный условный рефлекс. В зависимости от характера эффекторного аппарата вегетативные условные рефлексы значительно отличаются друг от друга как по скорости образования условной связи, так и по другим особенностям. Значительно легче образуется, например, условный диуретический
132
рефлекс. Особенно трудно образуются (и угашаются) сердечно-сосудистые условные рефлексы.
Инструментальные условные рефлексы могут формироваться на базе безусловно-рефлекторных двигательных реакций. Например, двигательные оборонительные условные рефлексы у собак вырабатываются очень быстро (2-6 сочетаний условного раздражителя с болевым подкреплением), сначала в виде общедвигательной реакции, которая затем достаточно быстро специализируется. Инструментальный условный рефлекс состоит не в воспроизведении безусловной реакции, а в реализации такого действия, которое позволит достичь или избежать последующего безусловного подкрепления. Человек или животное для того, чтобы получить вознаграждение (положительное подкрепление) или избежать наказания, должны осуществить какое-то активное действие. Это может быть локомоторная деятельность — изменение положения тела в пространстве, перемещение по лабиринту и т. п. Более сложное взаимоотношение организма с внешней средой проявляется в манипуляционной деятельности (манипуляторами могут служить клавиши, педали, рычаги и т. п.). Выполнение различных операций осуществляется цепью двигательных актов, а вегетативным реакциям принадлежит вспомогательная функция.

При инструментальной деятельности человек или животное обучается такой схеме поведения, которая может служить решающим фактором выполнения конкретной задачи и удовлетворения определенной потребности. Инструментальный условный рефлекс всегда представляет собой активную двигательную реакцию обучающегося. В первых пробах эксперимента на базе ориентировочно-исследовательского рефлекса животное осуществляет поисковую (беспорядочную) двигательную активность. При первом случайном

133

нажатии на манипулятор животное получает подкрепление. Это подкрепление будет приводить к повторению удачной реакции. В этом варианте инструментального условного рефлекса частота двигательных реакций будет зависеть от самого животного (рис. 13). Отмена подкрепления, как и в классических условных рефлексах, приводит к угашению инструментального рефлекса. Подкрепление усиливает или увеличивает вероятность реакции.

Созданные в последние годы теории программированного обучения тоже содержат элементы инструментального (оперантного) научения, поскольку обратная связь у обучающегося используется для подкрепления. Программы с подкреплением используются также при конструировании различных игровых автоматов, где время от времени играющий получает вознаграждение (подкрепление).

Формы условных рефлексов могут быть обусловлены характером и составом условного раздражителя, видом подкрепления, а также временными отношениями между ассоциируемыми раздражителями.

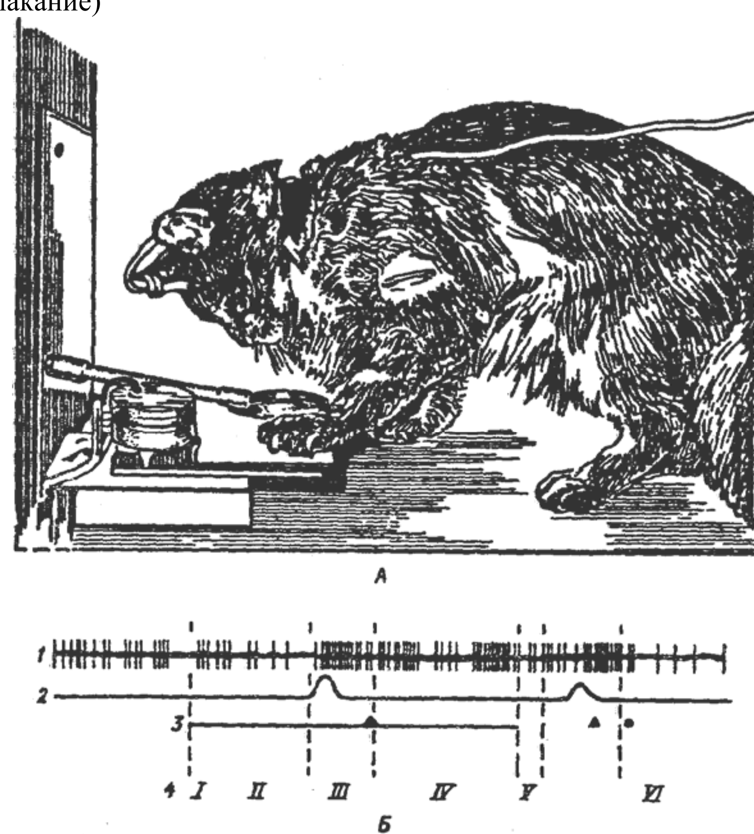
Условные рефлексы образуются лишь при большей физиологической силе безусловного раздражителя по сравнению с силой условного. Важнейшим фактором в выработке условной связи является совпадение биологической значимости безусловного подкрепления с доминирующей (или актуализированной) потребностью организма. Увеличение интенсивности подкрепления обычно повышает эффективность научения (скорость выработки условного рефлекса и его прочность). Эффективность выработки условнорефлекторного научения определяется как отношение числа условных (правильных) ответов к общему числу предъявлений условного стимула.

Отмечается глубокая зависимость от порядка следования ассоциируемых раздражителей и их временных

134

Рис. 13. Кошка во время выполнения инструментальной реакции

Рис. 13. Кошка во время выполнения инструментальной реакции — *А; Б* — регистрация активности нейрона в различные фазы осуществления этой реакции *(по В.В. Адрионову, Ю.Л. Фадееву, 1976); 1 —* нейронограмма, *2 —* актограмма, *3* — отметки: горизонтальная линия — время действия условного стимула, стрелки — начало и конец нажатия на педаль, *4* — этапы поведения; *I* — восприятие условного сигнала, *II* — латентный период реакции, *III* — действие и нажатие на педаль, *IV* — период ожидания подкрепления, *V* — восприятие подкрепления, *VI* — пищевая реакция (лакание)

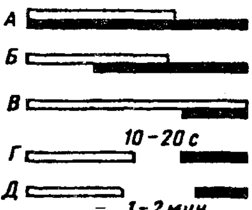


характеристик. Обычно образование условного рефлекса происходит при совпадении сочетаемых раздражителей либо опережении сигнальным раздражителем безусловного подкрепления. Для большинства условных рефлексов наиболее эффективно 0,5-секундное опережение условным стимулом безусловного. Исследование временных отношений при выработке условных рефлексов позволяет ставить вопросы о времени следообразования, временных характеристиках энграммы, механизмах памяти. В процессе выработки условного рефлекса изменения интервала между сочетаемыми стимулами снижают прочность условного рефлекса. При обратном порядке следования ассоциируемых раздражителей условные рефлексы либо не образуются, либо возникают с большим трудом.

Условные рефлексы по показателю временных соотношений между ассоциируемыми раздражителями делят на две группы: наличные — в случае совпадения во времени условного сигнала и подкрепления, и следовые условные рефлексы, когда подкрепление предъявляется лишь после окончания условного раздражителя (рис. 14). Наличные рефлексы в свою очередь по величине интервала между включением ассоциируемых раздражителей делят на несколько видов — *совпадающие, отставленные и запаздывающие.* При совпадающем условном рефлексе подкрепление сразу присоединяется к сигнальному раздражителю (не позднее 1-3 с), при отставленном — в период до 30 с, а в случае

Рис. 14. **Схема временных отношений между условными и безусловными стимулами *(по Л.Г. Воронину, 1979).***

А — совпадающий, *Б* — отставленный, *В* — запаздывающий, *Г* — следовой, *Д*— поздний следовой; светлым — условный стимул, черным — подкрепление



136

запаздывающего рефлекса изолированное действие условного стимула продолжается 1-3 мин. Следовые условные рефлексы образуются тогда, когда подкрепление следует уже после окончания действия условного стимула. Иными словами, подкрепление сочетается с остаточными «следами нервного стимула».

Условные рефлексы на время — особая разновидность следовых условных рефлексов. Они образуются при регулярном повторении безусловного раздражителя. Например, кормление животного через каждые 30 мин. После большого количества сочетаний (пища + определенный интервал времени) каждый раз после окончания данного интервала времени появляется рефлекторная реакция, которая ранее возникала при действии безусловного раздражителя. Условные рефлексы на время могут быть выработаны на различные временные интервалы — от нескольких секунд до нескольких часов и даже суток. Видимо, ориентиром в отсчете времени (наличными раздражениями) могут служить различные периодические процессы, происходящие в организме (мозговых структурах — генераторы ритмов или пейсмекер, кроме того, частота сердечных сокращений, дыхательный ритм, двигательная и секреторная периодика пищеварительной системы и т. п.). Явление отсчета времени организмом часто называют «биологическими часами». Живой организм имеет целый набор биологических часов (ритмов) с различными периодами. Короткие периоды колебаний, возникающие на клеточном уровне, трансформируются в более длительные ритмы отдельных органов и систем организма.

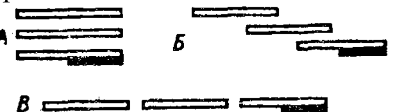
В зависимости от структуры условного сигнала условные рефлексы делят на *простые и сложные.* Иначе говоря, условными сигналами могут быть *одиночные и комплексные раздражители.* Среди комплексных условных рефлексов прежде всего выделяют

137

рефлексы на одновременные и последовательные комплексы раздражителей, а также на цепь раздражителей (рис. 15).

Рис. 15. **Соотношение во времени между членами комплексов сложных условных раздражителей.**

А — одновременный комплекс, *Б* — последовательный, *В* — цепь раздражителей; светлым — условный стимул, черным — подкрепление



Так, если сигналом становится комбинация из одновременно применяемых нескольких раздражителей, то образуется условный рефлекс на *одновременный комплекс раздражителей.* Например, звонок в одной экспериментальной камере является сигналом оборонительного рефлекса, а в другой камере — сигналом пищевой реакции. Очевидно, что условным сигналом в этом эксперименте служит не просто звонок сам по себе, а комплекс раздражителей, состоящий из звонка и всей обстановки опыта. Комбинация из раздражителей, которые начинают действовать друг за другом, приводит к образованию ассоциации на *последовательный комплекс стимулов.* Если в комплексе сигнальных раздражителей между окончанием действия предыдущего сигнала и началом действия последующего имеется интервал времени, а подкрепление совпадает с действием только последнего компонента, то образуется условный рефлекс на цепь раздражителей.

Условные рефлексы высшего порядка. Условные рефлексы могут образовываться не только при

соче-
138
тании условного сигнала с безусловным, но и при сочетании индифферентного раздражителя с условным сигналом. Например, если у собаки выработан условный слюноотделительный рефлекс на звонок, то, сочетая какой-либо индифферентный раздражитель с условным звуковым сигналом, образуется условный рефлекс II порядка, т. е. в этом случае вторичный раздражитель будет также вызывать слюноотделение, хотя ни сам по себе, ни в сочетании с первичным условным сигналом он не подкреплялся. На основе пищевой и оборонительной условной реакции у собак удается выработать условные рефлексы II и IV порядков, но при повышенном мотивационном возбуждении.

Такие «порядковые» условные рефлексы образуются на основе прочного условного рефлекса и называются рефлексами высшего порядка. Условные рефлексы высшего порядка образуются тем легче, чем более возбудима нервная система, а также чем сильнее безусловный рефлекс, на основе которого выработан рефлекс I порядка. У нервнобольных детей с патологически повышенной возбудимостью легко вырабатываются условные рефлексы V и VI порядков, в то время как у здоровых детей — только II порядка.

Однако существуют литературные данные, что у взрослых людей вырабатываются условные (слюноотделительные, глотательные и дыхательные) рефлексы II-XX порядков при подкреплении условного сигнала (тона) клюквенным экстрактом. Условные рефлексы высоких порядков нестойки, вскоре угасают.

У людей возможно также образование условных рефлексов II-V порядков через вторую сигнальную (речевую) систему. Процедура выработки условных рефлексов высшего порядка у человека на словесные раздражители начинается с того, что испытуемые тестируют намеченные к использованию раздражители
139
на индифферентность. Затем человеку сообщают, например, что слово «понятие» будет подкрепляться клюквенным экстрактом, но этому слову будет предшествовать слово «календарь», ему — «метр», этому слову — слово «стекло», «миноносец» и т. п. Далее с промежутком в 30 с произносят несколько контрольных слов (например, «листья», «работа», «манометр»), на которые слюнный рефлекс у испытуемых не возникает. Только на последовательность слов «миноносец», «стекло», «метр», «календарь», «понятие» регистрируется рефлекторная реакция (в этом случае наблюдается условный рефлекс V порядка).

Условные рефлексы на *цепь раздражителей* следует отличать от *условных цепных рефлексов,* которые представляют собой специальный вид объединения двух и более условных рефлексов (синтез рефлексов). Если несколько двигательных рефлексов, выработанных на разные условные сигналы, многократно осуществляются в определенной последовательности, то сигнальный раздражитель первого в этом ряду рефлекса приобретает свойство запускать всю цепь последовательных движений (динамический стереотип).

Сложная цепь временных связей — *динамический стереотип* — это процесс, который может протекать при отсутствии непосредственной связи с безусловной реакцией. Уже в лаборатории И.П. Павлова было сделано предположение, что процесс синтеза разнообразных цепных рефлексов (когда конец одного рефлекса запускает следующий рефлекс) составляет основу человеческих навыков (речевых, профессиональных, спортивных и т. п.). И.П. Павлову, его ученикам и последователям удалось воспроизвести и проанализировать эти сложные ассоциативные связи в лабораторных условиях в виде различных моделей научения на животных и человеке.
140
Первые проверки предположения, что в основе процесса образования слов, понятий, т. е. *речевых временных связей,* лежит механизм формирования сложной цепи условных рефлексов, были проведены еще в лаборатории И.П. Павлова. Примером может служить выработка ассоциации между двумя индифферентными стимулами без применения непосредственного безусловного подкрепления. В качестве аналога двух фонем, составляющих слово, использовались два звуковых тона, один из которых подкреплялся безусловным раздражителем, после чего и другой вызывал условную реакцию. Такого рода ассоциативная связь была подтверждена многими исследованиями. При этом было показано, что эта связь образуется у собак и обезьян даже между тремя и четырьмя индифферентными раздражителями. Более того, она может устанавливаться между сигналами разной модальности. Основой для ассоциации между индифферентными

раздражителями является безусловная ориентировочная реакция, а механизм составляет временная связь.
Биологическое значение временной (ассоциативной) связи между индифферентными сигналами, а также рефлекс второго (и высшего) порядка состоят в том, что если стимулы, их вызывающие, в дальнейшем совпадают с безусловным подкреплением, то они сразу же, «с места» становятся значимыми, т. е. запускают определенный условный (ассоциативный) ответ.
Давние возражения зоопсихологов относительно того, что естественное поведение животных невозможно объяснить при помощи рефлекторной теории, строились на фактах о способности животных предвидеть, экстраполировать будущее, улавливать отношения между предметами и явлениями, а также подражать друг другу.
141
Сложность естественных условных рефлексов объясняется тем, что на организм воздействуют не отдельные стимулы, а целые комплексы, вся «сцена ситуации», «текстура обстановки». П.К. Купаловым были исследованы ситуационные условные рефлексы, связанные с определенной экспериментальной ситуацией. К таким же сложным условным рефлексам относится рефлекс на обстановку, когда животное ассоциирует определенную обстановку с положительным или отрицательным эмоциональным переживанием (животное, попадая в обстановку, в которой оно получало пищу или болевое воздействие, осуществляет соответственно пищевые или оборонительные реакции).
К одному из сложных явлений высшей нервной деятельности животных относится *экстраполяционный рефлекс,* описанный Л.В. Крушинским(в 1960 г.). Суть его заключается в том, что животное способно улавливать и предвидеть благоприятные и неблагоприятные обстоятельства. Перед животным скрыто (за ширмой) перемещаются в противоположные стороны от щели в ширме два объекта: благоприятный (кормушка с пищей) и неблагоприятный (пустая кормушка). Животное за короткое время появления в щели объектов фиксирует положение и направление обоих движущихся объектов за ширмой. Задача животного — предвидеть направление движения благоприятного стимула к предполагаемому месту появления объекта и осуществить побежку (в ряде случаев задача усложняется преградами). Л.В. Крушинский рассматривает экстраполяционный рефлекс как «унитарную единицу» поведения, как один из критериев рассудочной деятельности животных [19].
По концепции Л.В. Крушинского, сложное приспособительное поведение животных строится из трех основных компонентов высшей нервной деятельности *инстинктов, условных рефлексов и рассудочной*
142
деятельности [19]. Инстинкты побуждают животное к выполнению биологически целесообразных действий в ответ на строго специфические раздражители. Обучаемость представляет собой универсальный механизм адаптации, позволяющий приспосабливаться к меняющимся условиям среды (необходимым условием обучения является повторяемость событий). Рассудочная деятельность определяется как способность в новой ситуации эмпирически улавливать законы окружающей среды. Уникальность рассудочной деятельности заключается в том, что организм сразу строит программу адаптивного поведения в новых, внезапно сложившихся ситуациях. Обладая элементарной рассудочной деятельностью, комбинируя «унитарные единицы» поведения, организм способен произвести активный выбор наиболее адекватной тактики поведения в новой обстановке. Этот уникальный способ приспособления к среде, по Л.В. Крушинскому, возможен только у животных с хорошо развитой нервной системой [19].
Сложные формы поведения составляет интеграция различных видов нервной деятельности, т. е. кроме двух основных — врожденной и приобретенной — может быть третья в форме самых разнообразных их комбинаций. Таким образом, сложные условные рефлексы — временная связь между индифферентными стимулами, рефлексы высшего порядка, экстраполяционный рефлекс, рефлекс «на обстановку» и т. п. — есть частные случаи физиологического механизма «переноса опыта», «предвидения будущего события», «озарения» и иных подобных явлений высшей нервной деятельности животных, кажущихся на первый взгляд возникающими без предварительной выработки («следообразования»). Предвидение наступления элементарных событий будущего заложено в самой характеристике условного рефлекса. Ведь ус-
143
ловный рефлекс и есть следствие того, что животное по сигналам предусматривает будущее.

Рефлексы, замыкающиеся после одного сочетания, ряд исследователей выделяют в особую разновидность высшей нервной деятельности, представляя их «одномоментной» формой обучения. В 1935 г. появилась концепция И.С. Бериташвили, из которой следует, что у всех позвоночных животных и человека имеется особая форма деятельности мозга — психонервная деятельность, или *образная память.* Суть психонервной деятельности состоит в том, что у животных возникает определенный образ при однократном восприятии конкретных явлений окружающей действительности (пищи, врага и т. д.), т. е. всех тех объектов внешней среды, которые имеют какую-либо связь с биологически важным состоянием животного (кормлением, самозащитой или размножением). Такой тип поведения включает информационный (образ) и мотивационно-эмоциональный компоненты. Целостные «представления» о среде животным приобретаются при его первом же попадании в данную среду, в процессе ее активного ориентировочно-исследовательского освоения. Что касается условных рефлексов, вырабатываемых по мере повторных сочетаний, то они, по мнению И.С. Бериташвили, образуются на основе автоматизированного образного поведения. Таким образом, поведение психонервного типа направляется образами («представлениями») внешних объектов. Согласно современным взглядам зарубежных исследователей, «когнитивные карты» у животных формируются подобным же образом, однако западные исследователи при рассмотрении *концепции «опознавательных карт»,* как правило, апеллируют лишь к положениям Э. Толмена, впервые введшего этот термин и поставившего ряд остроумных экспериментов для обоснования своего антибихевиорист-

144

«кого подхода в 1946-1948 гг. Концепция И.С. Бериташвили не может быть сведена к положениям гештальтпеихологии. Основатель гештальтпсихологии В. Кёлер и его последователи считают *гештальт* (образ) такой формой деятельности мозга, которая не является результатом накопления организмом индивидуального опыта, а существует в мозгу «заранее». При этом в процессе осуществления, сложного поведения новые трудные задачи решаются организмом благодаря врожденному *инсайту,* т. е. внезапному внутреннему озарению, а не путем использования ранее приобретенных навыков или выработки новых в соответствии с новыми обстоятельствами.

Подражание и подражательные (имитационные) условные рефлексы. Проблема подражания имеет особый научный интерес в связи с попытками установить закономерности интеллектуального развития ребенка, становления у него речевой функции. Сам факт формирования речи у ребенка, быстрота, «моментальность», с которой усваиваются им названия слов, И.М. Сеченов рассматривал как инстинктивное стремление ребенка подражать. И.М. Сеченовым, Ч. Дарвином, В.М. Бехтеревым обстоятельно описаны подражательные голосовые, мимико-жестикулярные и пантомимические реакции ребенка. Богатство подражательных реакций, которыми отличается поведение ребенка уже на первом году жизни, необъяснимо без признания «закона подражания» Ч. Дарвина, а подражательная их устойчивость позволила В.М. Бехтереву рекомендовать их для воспитания ребенка уже с конца второго месяца жизни. явление подражания широко распространено у позвоночных животных. Из высказывания И.П. Павлова о природе подражания следует, что он значительно шире рассматривал значение подражательного рефлекса. По его мнению, при помощи подражательного

145

рефлекса у всех складывается сложное индивидуальное и социальное поведение.

Сравнительно-физиологические исследования подражания успешно проводились на рыбах, птицах, грызунах. Явление подражания в наиболее простой форме проявляется у стайных и стадных животных в виде *рефлекса следования.* При этом нередко рефлекс следования резко выражен и носит характер «слепой» реакции, возникающей даже при неадекватных условиях. Например, стайные рыбы могут следовать не только друг за другом, но и за «стаей» муляжей рыб [9]. У выводковых птиц реакция следования особенно хорошо выражена. Она возникает сразу после рождения в ответ на первый же движущийся объект, с которым птенец впервые вступает в контакт. Для каждой птицы движущийся объект экспериментально может быть подобран индивидуально (мать, другие виды птиц, человек или любые движущиеся объекты). Такая форма «одномоментного» обучения называется *импринтинг (запечатление).*

Запечатление стимула происходит лишь на определенной стадии развития организма («сенситивный» или «критический» период). Связь с жизненно важным сигналом среды, возникшая в *сенситивный* (чувствительный) *период,* сохраняется в памяти на всю жизнь, т. е. импринтинг — процесс необратимого следообразования в нервной системе. Способность к импринтированию обычно возникает сразу после рождения, быстро увеличивается и затем

постепенно снижается. Продолжительность сенситивного периода значительно отличается у разных видов животных. Внутреннее состояние и окружающая среда, представляющие возможность возникновения стресса, являются факторами, ограничивающими чувствительный период запечатления.
146
Импринтинг рассматривается как особая форма обучения, где пусковым стимулом является движущийся объект, а подкреплением — сама двигательная реакция птенца, поскольку имеются факты, например птенец лишь наблюдает за стимулом и не осуществляет реакцию следования, то запечатления не происходит.

Существует гипотеза, что импринтинг является ассоциацией, где пару раздражителей составляют слабое беспокойство (внутренний стимул) и движущийся объект (внешний стимул). Между имлпринтингом и условным рефлексом трудно провести четкую границу, поскольку в ранний постнатальный период наряду с импринтированием образуются многочисленные условные рефлексы на самые различные раздражители (зрительные, звуковые, температурные, обонятельные и т. п.). Импринтинг рассматривается как своеобразный натуральный условный рефлекс, где сигналом являются параметры импринтируемого объекта, а подкреплением — состояние беспокойства (своеобразная аппетенция, свойственная организму на самых ранних этапах формирования индивидуальных элементов поведения). По И.С. Бериташвили, импринтинг — это пример долговременной образной памяти, возникающей без какого-либо подкрепления после одноразового воздействия раздражителя.

Способность к повторению действий другого животного без направленной выработки и подкрепления имеет место у широкого круга позвоночных. Например, у мышей и крыс существует реакция следования за «лидером», реагирующим определенным образом на условный стимул. Было показано, что после обучения мышей по методике «зритель — актер» особи-«зрители» в контрольных опытах находят кормушку быстрее, чем нетренированные мыши. Подражательное поведение у птиц занимает значительное место
147
в формировании их видового и индивидуального поведения (пение, освоение кормовых мест и необычных видов пищи птенцами-слетками). Наиболее быстрое привыкание детенышей шимпанзе к новым видам пищи происходит в присутствии взрослых обезьян, активно поедавших эти продукты. Л.Г. Ворониным описано отчетливое подражание 7-недельного детеныша макаки лапундры действиям своей матери.

Подражательные рефлексы вырабатываются как на базе безусловного рефлекса, так и без обычного подкрепления. Например, в опытах на низших обезьянах (павианы, макаки) Л.Г. Воронин и Г.И. Ширкова получили данные о выработке по подражанию истинных условных рефлексов со свойствами дифференцировки, угашения и условного торможения. Так, после нескольких сочетаний звонка, нажима на рычаг и кусочков сахара временная связь вырабатывалась у всего стада обезьян. Все животные на условный сигнал бежали к кормушке, хотя никто из них сахар не получал, пищевое подкрепление забирал вожак, даже если кто-нибудь успевал на звонок совершить пищедобывательное движение в виде нажима на рычаг. После удаления вожака из стада выделялся новый вожак уже с готовым условным рефлексом, который он приобрел путем подражания. Подражательные условные рефлексы могут быть достаточно сложными. Это особенно проявляется у человекообразных обезьян. Шимпанзе-«зритель» путем подражания особи- « демонстратору» способна перенять сложную цепь инструментальных рефлексов (из 10-компонентной цепи действий). При этом «зритель» перенимает не только положительное и отрицательное (эмоциональное) значение стимулов, но и может перенять перестройку, изменения сигнального значения этих же условных стимулов [19]. Оказалось, что обязательным условием выработки подражания у обезьян является
148
зрительное восприятие не только последовательности определенных моторных действий «демонстратора», но и результатов этих действий. Имеются данные, что обезьяны способны к подражательному поведению и в том случае, если особь-«демонстратор» не всегда получала подкрепление, но обучение идет успешнее, если особь-«зритель» видела наряду с правильными и ошибочные решения задач. Эти факты позволяют предположить, что механизмы подражательного поведения связаны с механизмом образной памяти.

Доказано, что шимпанзе в возрасте 2-2,5 лет достигают пика подражания, они успешно «копируют» действия, в том числе и человеческие формы поведения (правда, человеческими их

называют лишь условно, поскольку антропоиды способны к обобщению). Были описаны примеры «двустороннего подражания» между ребенком и детенышем шимпанзе. Ребенок (3 лет) подражал более точно и со значительно более широким диапазоном подражательных действий.

Зарегистрированы отдельные случаи голосового подражания у обезьян одного вида другому или человеку. Этот феномен интерпретируется как филогенетическая предыстория развития речи путем отрыва эмоциональных (врожденных) звуков от их сигнальной основы с последующим обобщением и нивелированием врожденных голосовых проявлений, что могло иметь место в процессе становления человеческой вербальной коммуникации.

§ 3. Динамика условнорефлекторной деятельности

В процессе жизнедеятельности животных и человека происходит постоянная смена репертуара приобретенных реакций. Одни условные рефлексы закрепляются, другие устраняются, одни рефлексы сменяют другие. Успех индивидуальной адаптации организма к

149

разнообразным условиям его жизни, вея динамика условнорефлекторной деятельности зависят от сложных взаимоотношений между возбудительными и тормозными процессами в головном мозге.

Тормозные процессы в условнорефлекторной деятельности. Заслуга открытия торможения в центральной нервной системе принадлежит И.М. Сеченову. Изучая закономерности условнорефлекторной деятельности мозга, И.П. Павлов установил, что существует два вида торможения — *безусловное (внешнее) и условное (внутреннее).*

Внешнее (безусловное) торможение есть процесс экстренного ослабления или прекращения отдельных поведенческих реакций при действии раздражителей, поступающих из внешней или внутренней среды. Это торможение возникает без какой-либо предварительной выработки, т. е. является врожденным свойством нервной системы. Внешнее торможение различных условнорефлекторных реакций, возникающее при действии посторонних стимулов, часто встречается в повседневной жизни человека и животных. Причиной могут быть различные условнорефлекторные реакции, а также различные безусловные рефлексы (например, ориентировочный рефлекс, оборонительная реакция — испуг, страх). Однако в большинстве случаев посторонние стимулы вызывают ориентировочную реакцию, что соответственно приводит к прекращению текущей поведенческой деятельности организма. При длительном или повторном действии стимула или его узнавании происходит угашение ориентировочного рефлекса, что выражается в нивелировании тормозного состояния и в восстановлении исходного уровня условнорефлекторной деятельности *(гаснущий тормоз).*

Другой разновидностью врожденного тормозного процесса является так называемое *запредельное тор-*

150

можение. Оно развивается при длительном нервном возбуждении организма. Экспериментально запредельное торможение развивается при воздействиях сильных раздражителей или нескольких несильных, суммарный эффект которых при одновременном и длительном применении превышает предел работоспособности нервных клеток мозга. Это торможение называют также охранительным, полагая, что оно предохраняет нейроны от истощения. Временно выключая активность нервных клеток, оно создает им условия для восстановления нормальной возбудимости и работоспособности. Несомненно, явление запредельного торможения наблюдается тогда, когда сильное волнение вызывает у некоторых людей заторможенное состояние [9].

Условное (внутреннее) торможение является приобретенным и проявляется в форме задержки, угашения, устранения условных реакций. Условное торможение является активным процессом в нервной системе, развивающимся, как и условное возбуждение, в результате выработки. Такое внутреннее торможение выполняет важнейшие функции перестройки в условнорефлекторной деятельности. Выделяют четыре вида внутреннего торможения: угасательное, дифференцировочное, запаздывательное и условный тормоз. Общим для всех видов внутреннего торможения является их развитие на базе предварительно выработанного условного рефлекса.

Угасательное торможение (угашение условного рефлекса) возникает после отмены подкрепления условного стимула. Условный стимул теряет свое первоначальное значение. Скорость угашения условной связи находится в обратной зависимости от интенсивности условного стимула и силы, биологической значимости подкрепления. Усиление внутреннего (угасательного) торможения может привести к угнетению

151

не только угашаемого рефлекса, но и других, прежде всего близких, однородных условных рефлексов (вторичное угашение). Торможение, лежащее в основе угашения, является важной биологической функцией, так как оно способствует устранению условных рефлексов, ставших уже бесполезными, ненужными. Механизм угасательного торможения, таким образом, снижает активность «ненужных» функциональных связей в мозге. В изменившихся условиях существования организма будут вырабатываться и новые адаптивные реакции.

Дифференцировочное торможение является важным механизмом в деятельности мозга, способствующим различению сигналов. Тонкое различение сигнального раздражителя происходит в результате неподкрепления посторонних стимулов, близких по своим параметрам условному сигналу. Развитие этого вида торможения идет постепенно (в три этапа). Когда на фоне выработанного условного рефлекса применяется дифференцировочный (новый) раздражитель, то часто он тоже вызывает условный ответ, хотя и с меньшим эффектом, чем условный подкрепляемый стимул. Это связано с тем, что дифференцировочный раздражитель, как всякий новый стимул, вызывает ориентировочный рефлекс, который обусловливает внешнее торможение условного ответа (I этап). По мере дальнейшего попеременного применения условного и дифференцировочного раздражителей ориентировочная реакция на сходный раздражитель исчезает, вследствие чего условные реакции на оба стимула выравниваются (II этап). Затем на неподкрепляемый дифференцировочный раздражитель условная реакция угасает (III этап). Дифференцировка (различение) стимулов вырабатывается тем быстрее и легче, чем отдаленнее сходство между раздражителями. При очень близких сигналах дифференциров-

152

ка может совсем не образоваться в результате первичного дефицита информации, воспринимаемой организмом.

Запаздывательное торможение образуется при выработке запаздывающих и следовых условных рефлексов, когда условный сигнал значительно опережает подкрепление. С помощью этого вида внутреннего торможения рефлекторная реакция может быть приурочена к моменту предъявления подкрепления. Развитие этого торможения происходит во время изолированного (опережающего) действия условного стимула. Постепенно условная реакция смещается во времени ближе к моменту появления подкрепления. Запаздывательное торможение, т. е. способность нервной системы к «экономному» режиму работы, проявляется различно у возбудимых и инертных животных [27]. У возбудимых животных запаздывательное торможение развивается труднее и медленнее [43].

Условный тормоз развивается в том случае, если условный сигнал в сочетании с каким-либо дополнительным агентом не подкрепляется, а изолированное действие условного стимула подкрепляется. Вскоре условный стимул в комбинации с дополнительным агентом перестает вызывать условную реакцию благодаря развитию условного тормоза. Биологическое значение условного тормоза состоит в уточнении сходства и различия сигналов. Рассматривая варианты внутреннего торможения, П.К. Купалов считал, что запаздывательное торможение и условный тормоз есть, по сути, частные случаи дифференцировочного торможения.

В ответ на многократные или монотонные стимулы непременно развивается внутреннее торможение. Если такая стимуляция продолжается, то наступает сон. Переходный период между бодрствованием и сном назван *гипнотическим состоянием.* И.П. Павлов

153

разделил гипнотическое состояние на три фазы в зависимости от размеров области коры полушарий, охваченной торможением, и соответствующей реактивности различных мозговых центров в процессе реализации условных рефлексов. Первая из этих фаз называется уравнительной. В это время сильные и слабые стимулы вызывают одинаковые условные ответы. Парадоксальная фаза характеризуется более глубоким сном. В этой фазе слабые раздражители вызывают более интенсивный ответ, чем сильные. Ультрапарадоксальная фаза означает еще более глубокий сон, когда ответ вызывают только слабые стимулы, *а* сильные приводят к еще большему распространению торможения. За этими тремя фазами следует глубокий сон.

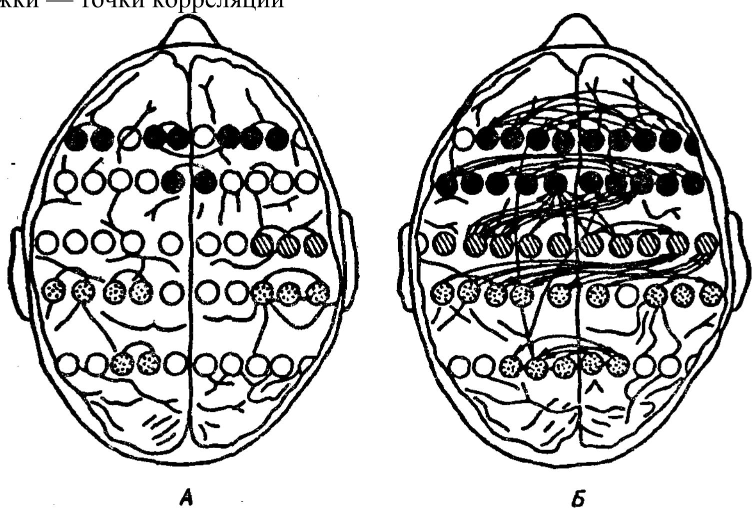
И.П. Павлов считал, что гипнотическое состояние является частичным сном. Однако оказалось, что эта проблема не так проста. Было установлено, что в гипнозе волны электроэнцефалограммы (ЭЭГ) сходны с ЭЭГ бодрствования, а не сна. Выяснилось, что одни люди более подвержены гипнозу, чем другие, а некоторые вовсе не поддаются ему (что говорит о различном соотношении процессов возбуждения и торможения у разных людей). В последние годы получили

распространение теории, согласно которым гипнотическое состояние нельзя приравнивать ни к сну, ни к бодрствованию.
Свойства основных нервных процессов. Неразрывное единство двух противоположных нервных процессов — возбуждения и торможения — составляет фундаментальный механизм всей условнорефлекторной деятельности. Оба нервных процесса участвуют в формировании условного рефлекса, сложным образом взаимодействуя между собой.
Факт распространения *(иррадиации) возбуждения* по нервной системе давно известен физиологам и кли-
154
ницистам. Н.Е. Введенский показал, что иррадиация — это основное свойство нервного процесса и что возбуждение, возникшее в одном центре, может распространяться и на другие центры. Так, при развитии эпилептического припадка возбуждение, возникшее в эпилептоидном очаге, постепенно охватывает вею двигательную кору. Эффекторная генерализация проявляется вначале в виде усиления реакций отдельных мышц, а затем в реакцию вовлекается вся скелетная мускулатура и ряд вегетативных изменений. Если возбуждение распространяется и на зрительную область коры, то возникают зрительные галлюцинации. В клинике известны также случаи иррадиации болевых ощущений.
Движение нервных процессов зависит от силы. Как правило, иррадиация (распространение) нервных процессов проявляется при слабой интенсивности возбуждения и торможения, т. е. на стадии слабых, неупроченных временных связей. При достаточной силе нервных процессов они концентрируются, а при чрезмерной силе вновь начинается процесс иррадиации. Дальность распространения нервных процессов от исходного пункта также зависит от их силы: чем интенсивнее нервный процесс в исходном пункте, тем дальше он распространяется и тем сильнее его воздействие на соседние участки мозга.
Процесс формирования классического условного рефлекса проходит *три основные стадии.* Наиболее ранний период выработки временной связи, стадия *прегенерализации,* характеризуется значительными изменениями фоновой ритмики электрических потенциалов различных областей мозга, но при этом отсутствуют условные поведенческие реакции. Для этой стадии характерна выраженная концентрация возбуждения, главным образом в проекционных зонах коры условного и безусловного раздражителей. После этой
155
кратковременной фазы концентрации возбуждения следует стадия *генерализации* условного рефлекса, в основе которой лежит процесс «диффузного» распространения (иррадиации) возбуждения. Во время стадии генерализации условные реакции возникают на сигнальный и другие раздражители (явление афферентной генерализации), а также в интервалах между предъявлениями условного стимула (межсигнальные реакции). Различные биоэлектрические сдвиги (блокада альфа-ритма, десинхронизация, тета-ритм и вызванные потенциалы) широко распространены по коре и подкорковым структурам. Далее по мере подкрепления условного стимула межсигнальные реакции угасают и условный ответ возникает только на сигнальный раздражитель. Это — стадия *специализации.* На этой фазе выработки временной связи изменения биотоков более ограничены и приурочены в основном к действию условного стимула. Этот процесс обеспечивает дифференцировку, тонкое различение стимулов, специализацию условнорефлекторного навыка.
В случае выработки инструментального рефлекса стадия генерализации четко проявляется в форме «диффузной» двигательной активности. Явление *эфферентной генерализации* проявляется в целом наборе двигательных реакций на действие одного и того же условного стимула. На стадии специализации временной связи условный стимул *запускает узкоспециализированную двигательную активность.* Развитие таких процессов можно наблюдать у человека при выработке различных профессиональных навыков (по типу инструментального научения), например, работа на конвейере, печатной машинке, овладение детьми умением письма и др.
Детальное исследование динамических изменений электрической активности мозга проведено в лабора-
156
тории М.Н. Ливанова с помощью ЭВМ и многоточечного отведения биопотенциалов различных областей мозга. Была установлена функциональная связь синхронных отношений биопотенциалов мозга человека при реализации двигательных реакций, а также при выполнении умственной деятельности (рис. 16).

Исследование дистантной синхронизации (сходство биопотенциалов разных отделов мозга) на животных проведено на модели выработки условного рефлекса (например, сочетание света и болевого раздражения конечности кролика). Было показано, что в период генерализации условного рефлекса наблюдается синхронизация биоэлектрической активности во многих

Рис. 16. **Временная корреляция биопотенциалов точек коры головного мозга человека в процессе умственной деятельности** *(по М.Н. Ливанову, Т.П. Хризман, 1976).*

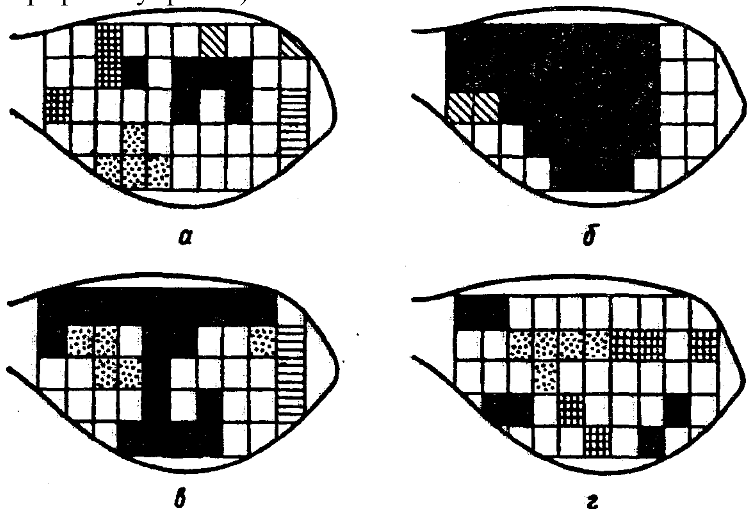
А — состояние покоя, *Б —* через 15 с от начала решения задачи. Кружками обозначены электроды, заштрихованные кружки — точки корреляции



участках коры и подкорковых образованиях (рис. 17). В процессе специализации сфера распространения этих потенциалов значительно сужена и возрастает условнорефлекторный ответ. Необходимым условием образования функциональной связи между корковыми центрами ассоциируемых раздражителей является синхронизация биопотенциалов (в диапазоне тета-ритма). Иначе говоря, условная реакция животного при сочетании света и болевого раздражения конечности возникала при высокой степени сходства биопотенциалов зрительной и двигательной областей коры [22].

Рис. 17. **Динамика синхронизации волн электрокортикограммы кролика в процессе выработки условного рефлекса** *(по М Л. Ливанову, 1972).*

Квадраты — пункты отведения, одинаково заполнены участки, дающие синхронизацию волн от 70 до 100% времени измерения; *а* — исходный фон, *б* — после 12 сочетаний условного и безусловного стимулов, *в* — после 60 сочетаний (выработан условный ответ), *г* — после 90 сочетаний (условный рефлекс упрочен)



Из вышеизложенного следует, что распространение нервных процессов и их взаимное влияние

друг на друга тесно связаны между собой. Изменения возбудимости в различных участках мозга происходят «волнообразно», или, по выражению И.П. Павлова, в коре наблюдается «функциональная мозаика». Конфигурация ансамбля активно действующих зон (пространственно распределенных локусов) не останется застывшей, она меняет свою пространственно-временную конфигурацию. Такую функциональную мозаику очагов возбуждения удается наблюдать по изменениям электрографических показателей активности при многоканальном отведении с использованием ЭВМ и регистрацией на экране осциллографа или телевизора или с помощью тепловизора.

Глава VI. МЕХАНИЗМЫ ОБРАЗОВАНИЯ УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА

Постоянную («жесткую») связь внешних агентов с ответной деятельностью организма обеспечивают безусловные рефлексы, а временную («пластичную», инвариантную) — условные рефлексы. Именно хроничность условных рефлексов, способность их к долговременному сохранению в памяти, а также свойство «изменчивости» (перестройки) условных рефлексов в зависимости от среды, ситуации лежит в основе индивидуального приспособления, накопления индивидуального опыта, научения, «знаний» [16].

Физиологическую основу условного рефлекса составляет процесс замыкания временной связи. *Временная (условная) связь* — это совокупность нейрофизиологических, биохимических и ультраструктурных изменений мозга, возникающих в процессе сочетания условного и безусловного раздражителей и формирующих определенные взаимоотношения между различными мозговыми образованиями. Механизм памяти фиксирует эти взаимоотношения, обеспечивая их удержание и воспроизведение.

Многочисленные исследования посвящены изучению локализации условной связи, роли различных структур и состояний мозга в осуществлении условнорефлекторного поведения, изучению основных закономерностей и механизмов интегративной деятельности мозга. Наряду с традиционными направлениями в последние годы благодаря широкому использованию микроэлектродной техники, позволяющей исследовать деятельность мозга на уров-

160

не отдельных нервных клеток, возник новый класс задач. Актуальным стало изучение характера межнейронного взаимодействия интегративных свойств отдельной нервной клетки и субклеточно-молекулярных механизмов пластичности, составляющих основу сохранения и специфичности образования временной (условной) связи.

§ 1. Функциональные основы замыкания временной связи

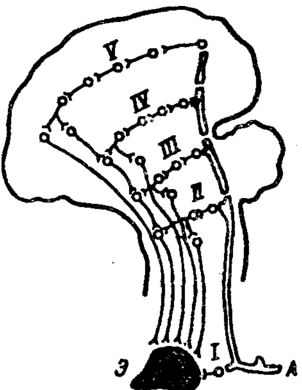
И.П. Павлов считал, что замыкание временных связей происходит в коре больших полушарий головного мозга между тем пунктом, который воспринимает условный раздражитель, и корковым представительством безусловного рефлекса. Каждый условный сигнал поступает в корковый конец анализатора, в проекционную зону, соответствующую модальности стимула. Каждый безусловный раздражитель, центр которого расположен в подкорковых структурах, имеет свое представительство в коре больших полушарий мозга.

Э.А. Асратян [2], изучая безусловные рефлексы нормальных и декортицированных животных, пришел к выводу, что центральная часть дуги безусловного рефлекса не однолинейна, проходит не через один какой-нибудь уровень мозга, а имеет многоуровневую структуру, т. е. центральная часть дуги безусловного рефлекса состоит из многих ветвей, которые проходят через различные уровни центральной нервной системы, спинной мозг, продолговатый мозг, стволовые отделы и т. д. (рис. 18). Наивысшая часть дуги проходит через кору большого мозга, является корковым представительством данного безусловного рефлекса и олицетворяет кортиколизацию соответствующей функции. Далее Э.А. Асратян предположил,

161

Рис. 18. **Схема дуги безусловного рефлекса (по Э.Л.Асратяну, 1974).**

I-V— ветви центральной части дуги на различных уровнях мозга; *А* — афферентная клетка, *Э* — эфферентная клетка



что если сигнальный и подкрепляющий раздражители вызывают собственные безусловные рефлексы, то они и составляют нейросубстрат условного рефлекса [2]. Действительно, условный раздражитель не является абсолютно индифферентным, поскольку он сам вызывает определенную безусловно-рефлекторную реакцию — ориентировочную, а при значительной силе этот «индифферентный» раздражитель вызывает безусловные оборонительные, висцеральные и соматические реакции. Дуга ориентировочного (безусловного) рефлекса также имеет многоэтажную структуру со своим корковым представительством в виде корковой «ветви» дуги рефлекса (см. рис. 18). Говоря о подкреплении, о безусловных раздражителях, следует иметь в виду, что в механизме замыкания участвуют не они как таковые, а вызываемые этими факторами безусловные рефлексы и соответствующие им нейрофизиологические и нейрохимические процессы на всех уровнях ЦНС. Следовательно, при сочетании индифферентного (светового) раздражителя с безусловно-рефлекторным (пищевым), подкрепляющим рефлексом образуется временная связь между корковыми (и подкорковыми) ветвями двух

162

безусловных рефлексов (ориентировочного и подкрепляющего), т. е. образование условного рефлекса — это *синтез* двух (или нескольких) различных *безусловных рефлексов* (Э.А. Асратян).

В процессе формирования условного рефлекса в корковых проекциях сигнального и подкрепляющего раздражителей происходит функциональная перестройка. Постепенно сигнальный стимул начинает вызывать несвойственную ему ранее условную реакцию, в то же время изменяется его «собственная» безусловно-рефлекторная реакция. Закономерным оказалось то, что по мере сочетания сигнального раздражителя с подкреплением, с одной стороны, имеет место понижение порога (сенситизация) условного ответа, а с другой — повышается порог «собственной» безусловной реакции, т. е. реакции, вызываемой до обучения условным стимулом.

Проявления «собственной» безусловной реакции и вырабатываемой условной реакции часто демонстрируют реципрокные между собой взаимоотношения: когда хорошо выражена «собственная» реакция, не проявляется условная реакция и наоборот.

Таким образом, «собственное» эффекторное выражение условного раздражителя в процессе обучения угасает (в результате внутреннего торможения), в то же время в эфферентной части дуги подкрепляющего раздражителя возбудимость возрастает и условный стимул становится эффективным для запуска несвойственной ему ранее эффекторной реакции.

Об изменении возбудимости в корковом представительстве сигнального раздражителя говорят, например, факты, полученные в опытах с эпилепсией на крысах. Так, сильный звуковой сигнал, вызывающий у крыс эпилептические припадки, может превратиться в условный сигнал пищевой реакции. Интересно отметить, что с приобретением звуковым раздражителем

163

нового сигнального значения количество эпилептических припадков, вызываемых им (без подкрепления), значительно снижалось. Повышение возбудимости слухового анализатора было получено в опытах на людях путем систематического применения слабых по интенсивности звуковых раздражителей в одной и той же обстановке.

Следовательно, по мере образования ассоциативной связи порог восприятия условного сигнала понижается, т. е. повышается возбудимость афферентной части безусловно-рефлекторной дуги

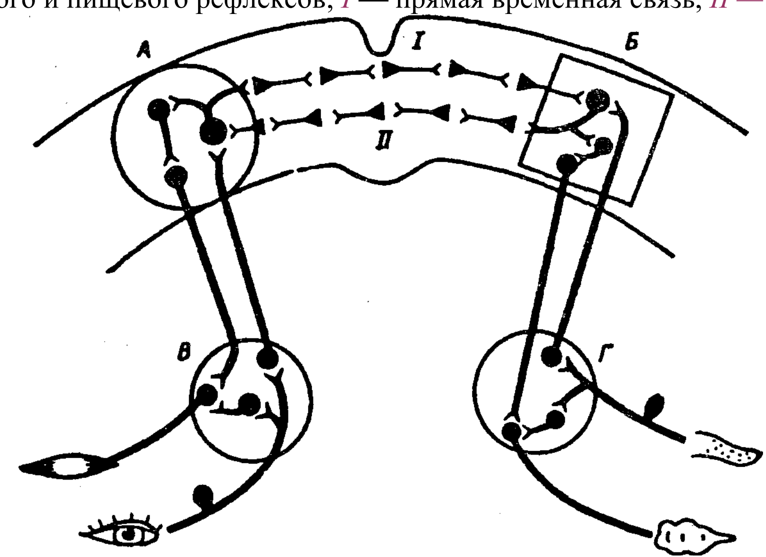
первого из сочетаемых раздражителей; параллельно этому повышается возбудимость в корковом представительстве подкрепляющего раздражителя и его эфферентной части безусловно-рефлекторной дуги.

Для проверки гипотезы Э.А. Асратяна о структуре условного рефлекса как процесса синтеза безусловных рефлексов было применено сочетание не типичного индифферентного раздражителя с безусловным, как это обычно делается, а попарное сочетание между собой двух типичных безусловных рефлексов: пища, локальное электрораздражение кожи, вдувание струйки воздуха в глаз (мигательный рефлекс), локальное терможраздражение (местный сосудисто-двигательный рефлекс) и др. (рис. 19). Иначе говоря, применялись раздражители, каждый из которых вызывает специфический безусловный рефлекс, объективно наблюдаемый и регистрируемый графически. При сочетании таких раздражителей вырабатываются условные рефлексы с двусторонней временной связью, причем каждый из пары сочетаемых раздражителей становится условным сигналом для рефлекса партнерного раздражителя, т. е. вызывает его эффекторное выражение. Таким образом, было установлено, что возбуждение одного рефлекса тонически меняет (модулирует) исходный функциональный фон другого

164

Рис. 19.* Схематическое изображение условного рефлекса с двусторонней связью *(по Э.Л.Асратяну, 1970).

А — кортикальный пункт мигательного рефлекса, *Б* — пищевого рефлекса, *В* и *Г* — подкорковые центры мигательного и пищевого рефлексов; *I* — прямая временная связь, *II* — обратная



рефлекса. Под влиянием внутреннего торможения с центра безусловного рефлекса затормаживается его среднее звено, в результате редуцируется его специфическая эфферентная реакция, а воспринимающие элементы сигнального раздражителя остаются свободными для замыкания с вновь образуемыми рефлексами.

Образование условных рефлексов с прямыми и обратными связями является общей закономерностью «переключения» в высшей нервной деятельности. Принцип переключения имеет место не только в деятельности коры головного мозга, но и здесь он достигает высшего уровня развития и делает деятельность

165

коры более лабильной и разнообразной, более подвижной и гибкой. *В «переключательной» функции коры* участвуют *тонические* (настроечные, подготовительные) и *фазические* (завершающие, командные, исполнительные) *механизмы.* Под влиянием различных факторов кора способна в широких пределах варьировать свое «функциональное» состояние и создавать разные картины распределения внутрицентральных путей и тем самым наилучшим образом предуготовиться к экстренному (фазному) ответу, соответствующему текущей ситуации [2]. Все эти свойства коры больших полушарий обеспечивают ей способность контролировать и регулировать функциональное состояние мозга, а также свое собственное в зависимости от внешней и внутренней стимульной программы.

Благодаря свойству условнорефлекторного «переключения» один и тот же раздражитель в зависимости от обстановки опыта может приобретать два или более различных сигнальных

значения, каждое из которых проявляется в адекватной ему ситуации. Например, звонок в одной камере может служить для животного сигналом оборонительного рефлекса, а в другой — сигналом пищевой реакции. Предъявление двух близких раздражителей (сильный и слабый гудки) в разное время дня может привести к условнорефлекторной дифференцировке этих стимулов. Так, в утренних опытах сильный гудок закреплялся как условный положительный стимул, слабый — отрицательный, а в дневных опытах менялось сигнальное значение обоих стимулов на обратное подкрепляющее значение.

Прямые и обратные условные связи могут быть близки по силе стойкости, возбудимости и другим свойствам, но могут также значительно отличаться друг от друга по этим показателям. Двусторонняя временная связь между кортикальными «пунктами» условного

166

и безусловного подкрепления может служить субстратом для взаимодействия между этими «пунктами», для их взаимного тонизирующего влияния друг на друга и взаимной однонастроенности, для циркуляции возбуждения между ними и других взаимодействий.

Основываясь на своих наблюдениях, И.П. Павлов пришел к заключению, что образование временных связей есть функция деятельного состояния коры больших полушарий и бодрого состояния животного. Систематически исследуя механизмы регуляции тонуса коры мозга, П.К. Купалов в 1963 г. выдвинул концепцию укороченных условных рефлексов. С помощью условнорефлекторной пищевой методики П.К. Купаловым была обнаружена зависимость величины условного (пищевого) ответа (на звук и свет) от уровня интенсивности общей освещенности камеры. При изменении условий эксперимента (изменения освещенности) величина условной реакции в течение некоторого времени соответствовала прежним условиям опыта. Уже в этих экспериментах было показано, что такого рода эффекты связаны с тоническими изменениями возбудимости коры; т. е. в основе воспроизведения условного ответа в новых условиях лежит ранее сформированный центральный тонус (или функциональное состояние нервных центров). По предположению П.К. Купалова, регуляция нервных центров при изменении условий происходит по типу укороченных условных рефлексов, т. е. тонических рефлексов, не имеющих обычного завершающего эффекторного конца, а создающих лишь определенное состояние нервных центров в процессе определенной условнорефлекторной деятельности. Обобщая итоги исследований, П.К. Купалов выделил *два механизма,* участвующих в условнорефлекторной деятельности: первый, *настроечный,* регулирующий общий тонус

167

и создающий определенный уровень возбудимости и работоспособности нервных центров; второй, *запускающий* процессы, которые осуществляют ту или иную условную реакцию. Концепция укороченных условных рефлексов П.К. Купалова получила в работах Ю. Конорского важное дополнение о роли мотивации (подготовительных драйв-рефлексов) в деятельности мозга.

Ю. Конорским [14] была исследована и подробно обоснована зависимость величины условных рефлексов от степени общей и специфической активации мозга. Выделив два вида деятельности — подготовительную и исполнительную, Ю. Конорский рассматривает подготовительную деятельность, регулируемую драйвом, мотивацией, как носитель тонического поддержания эффективности раздражителя, вызывающего безусловный рефлекс. Экспериментальная (фоновая) обстановка, по его мнению, служит условным сигналом (обстановочной афферентацией), которая адресуется к системе драйва. В то же время спорадически предъявляемый условный стимул, предшествуя безусловному подкреплению, связан с исполнительным (фазным) рефлексом. Ю. Конорский делает важный вывод, что в процессе выработки условного рефлекса формируется связь условного стимула и всей внешней ситуации с безусловным драйв-рефлексом (мотивацией), помимо этого устанавливается связь между условным сигналом и исполнительным рефлексом.

Таким образом, на тонус головного мозга оказывают влияние не только внешние индифферентные раздражители, но и внутренние мотивационные механизмы. Значение исследования тонической рефлекторной деятельности состоит в том, что функцию тонического механизма связывают с рядом таких показателей, как характер динамики выработки условного рефлекса,

168

скрытый период условной реакции, значительно превышающий время, необходимое для распространения возбуждения по рефлекторной дуге, усиление условной реакции, а также эффекты выпадения (внутреннее торможение) упроченной условной реакции на отдельные условные стимулы при наличии чрезмерно высокой мотивации и др.

В исследованиях Б.И. Котляра [16] по переключению условных рефлексов, где постоянным

фактором была обстановка, в которой предъявляли один и тот же условный сигнал, а отличия заключались лишь в свойствах подкрепления, было показано, что даже однократное применение в качестве переключателей (пищи или электрокожного раздражителя), сигнализировавших о переходе к новой условнорефлекторной ситуации, меняло мотивационный статус животного. Этот процесс проявлялся в перестройке нейронной активности проекционных областей коры, гиппокампа, гипоталамуса, ассоциативной коры и ряда других. Активность нейронов проявлялась в виде изменения тонической (фоновой) активности и появления нового ответа на сигнал [16]. Отсюда следует, что мотивационное возбуждение, на котором базируется конкретный условный рефлекс, оказывает значительный вклад в формирование уровня тонической активности и условного ответа нейронов, участвующих в реализации условного рефлекса. Тонический регуляторный механизм определяет «предстартовый» уровень функционирования мозга. После достижения качественно специфического для каждого рефлекса состояния различных отделов мозга и избирательного повышения возбудимости в афферентных путях условного раздражителя и эфферентных путях подкрепляющего рефлекса в ответ на условный сигнал происходит запуск условного ответа. Формирующийся специфический уровень центрального тонуса и
169
предопределяет выбор программы условнорефлекторного поведения.

§ 2. Доминанта и условный рефлекс

Термин и понятие доминанты как основного принципа координации рефлекторной деятельности мозга были впервые даны в 1923 г. А.А. Ухтомским [45]. *Доминанта* в физиологии — это «временно господствующий рефлекс», которым направляется работа нервных центров в данный момент. Наличие доминанты создает повышенную готовность организма реагировать так, а не иначе, ориентирует организм на поиск тех ситуаций (тех раздражителей), по отношению к которым данная доминанта наиболее адекватна. А.А. Ухтомский выдвинул представление об «устойчивом очаге повышенной возбудимости» нервных центров, создающих скрытую готовность организма к определенному виду деятельности при одновременном торможении посторонних рефлекторных актов.

Доминанта представляет собой функциональное объединение нервных центров, состоящее из относительно подвижного коркового компонента и субкортикальных, вегетативных и гуморальных компонентов. Говоря о «доминантном очаге», следует иметь в виду констелляцию Ухтомского, представляющую собой «физиологическую систему», образующуюся в ходе текущей деятельности организма на всех этажах центральной нервной системы, в разных ее участках, но с первичным фокусом возбуждения в одном из отделов и с переменным значением функций отдельных компонентов констелляции [32; 45].

А.А. Ухтомский [45] первый обратил внимание на то, что *доминанта есть общий принцип работы центральной нервной системы* и что она определяет освобождение организма от побочной деятельности во
170
имя достижения наиболее важных для организма целей. Понимая, что нормальная рефлекторная деятельность организма представляет собой сложное явление, что доминирует не «центр», не «очаг», а сложная система рефлексов, А.А. Ухтомский писал, что доминанта по всем данным «есть комплекс определенных симптомов во всем организме», проявляющийся и в мышечной, и в секреторной, и в сосудистой деятельности. Она представляется как определенная констелляция центров с повышенной возбудимостью в разнообразных этажах центральной нервной системы. Центры, входящие в состав доминирующей функциональной констелляции, характеризуются: 1) повышенной возбудимостью; 2) стойкостью, инертностью возбуждения; 3) способностью к суммированию возбуждения и 4) сопряженно тормозящим действием на другие центры, не входящие в состав данной констелляции. Рассматривая процесс превращения доминанты из симптомокомплекса в общий механизм условнорефлекторной деятельности и поведения организма, А.А. Ухтомский подчеркивал; что морфологически разбросанные нервные центры не просто связаны в определенные констелляции, а функционально объединены единством действий.

В процессе развития формирования условного рефлекса отмечаются определенные ступени и фазы, развертывающиеся во времени в определенных структурах центральной нервной системы и имеющие свои пространственно-временные параметры. Но это не означает, что в процессе выработки условного рефлекса должны непременно прослеживаться все классические фазы его развития. Например, при «экстремальных» условиях ассоциативная связь образуется при одном-

двух сочетаниях, в результате чего условные связи могут сохраняться длительное время, если не всю жизнь. В.С. Русинов [34] считает, что механизмы
171
условнорефлекторной деятельности, формирования новой условной связи часто протекают как единый процесс, включающий различные ступени развития. Такими ступенями являются *простой суммационный рефлекс,* сложный суммационный рефлекс — *доминанта* и, наконец, *условный рефлекс,* который сам по себе может быть сложным в различной степени. Все три процесса рассматриваются как генетически взаимосвязанные, но неидентичные. «Доминанта "проходит" сначала суммационный рефлекс, прежде чем стать доминантой. Условный рефлекс является доминантой, прежде чем стать условным рефлексом. Такова схема соотношений нейрофизиологических механизмов доминанты и условного рефлекса», — пишет В.С. Русинов [34, с. 8].

Нейрофизиологические механизмы образования условного рефлекса связаны с суммацией; в начальной стадии (генерализации) образования условный рефлекс аналогичен по физиологическим механизмам доминанте, но затем становится существенно иным. Доминанта образуется на всех и любых этажах центральной нервной системы (например, спинальная доминанта), и для ее образования не обязательно участие коры головного мозга. Для выработки условного рефлекса необходима кора больших полушарий (у высших животных). Они разные по степени своей сложности, по структурам центральной нервной системы, вовлеченным в процесс, по системам связи и значениям этих связей для поведения [8; 20].

Исходной предпосылкой замыкания временной связи является общефизиологический *феномен проторения пути.* Он заключается в усилении рефлекторного ответа организма при одновременном или последовательном раздражении одного и того же рецептивного поля. Одно раздражение своими следовыми эффектами облегчает появление ответа на действие
172
следующего. Явление проторения состоит в постепенном повышении проводимости нервного возбуждения по первично стимулируемому пути и нервного центра. Благодаря явлению проторения нередко даже под-пороговое раздражение постепенно оказывается действенной предпосылкой для возникновения очага повышенной возбудимости. Такой процесс непосредственно связан с явлением суммации возбуждения.

Явление суммации впервые было описано И.М. Сеченовым. Главное, на что обращал внимание И.М. Сеченов, это то, что иррадиация возбуждения в центральной нервной системе происходит в направлении очагов повышенной возбудимости. Явление суммации заключается в возникновении действенного возбуждения в нервных центрах в условиях применения ряда последовательных раздражений, каждое из которых само по себе недостаточно, чтобы вызвать ответ. В павловских лабораториях с явлением суммации встретились при первых сочетаниях индифферентного раздражителя с безусловным, и оно получило название суммационного рефлекса.

«Центр» может иметь повышенную возбудимость под действием предварительных гуморальных влияний или слабых адекватных для него стимулов. «Центр» с повышенной возбудимостью становится способным к суммации возбуждений независимо от их модальности, т. е. он становится доминирующим как раз под влиянием этих импульсаций. Иными словами, при развитии доминанты посторонние для доминантного центра импульсы, продолжающие поступать в организм, идут на подкрепление текущей установки [34].

Изучение свойств доминанты показало, что нейроны доминантного очага характеризуются обширным генерализованным рецептивным полем и способны отвечать на любые раздражители, не имеющие к ней
173
прямого отношения. Нейроны доминантного очага «знают» свой (специфический) эфферентный выход, «готовы» осуществить эффект, но «не знают», на какой раздражитель необходимо осуществить это эффекторное действие. Любой афферентный импульсный «толчок» может стать эффективным.

Таким образом, направление движения нервных процессов при формировании условного рефлекса связано с механизмом и свойствами доминанты, для которой характерны не только высокая возбудимость, но и способность стойко удерживать свое возбуждение, суммировать его за счет последовательно приходящих импульсов от других нервных центров. Возникший в коре очаг возбуждения от условного стимула может иррадиировать во все стороны, однако при наличии сильного возбуждения, которое обусловлено действием подкрепления (несущего побуждающее

безусловно-рефлекторное действие), иррадиация будет «направляться» в сторону этого более сильного очага.
Исследования доминантного принципа образования временной связи В.С. Русинов проводил с помощью искусственно создаваемого очага повышенной возбудимости в коре головного мозга. Это достигалось различными методическими приемами: легким локальным давлением на мозговую ткань, поляризацией соответствующего участка коры анодом слабого постоянного тока, раздражением электрическим током, пульсирующим в определенном ритме, локальным влиянием слабого раствора стрихнина и другими. Общим результатом этих разнообразных воздействий было повышение возбудимости соответствующих пунктов коры, синхронизация активности их нервных элементов в определенном ритме и усиление способности к суммации возбуждения. Благодаря этому кортикальные пункты, подлежащие такому влиянию,
174
становятся функционально доминантными, т. е. очагами устойчивого повышенного возбуждения, с тенденцией сохранять приоритетное положение в рефлекторной деятельности мозга достаточно длительное время и после прекращения воздействия соответствующих факторов.
С помощью методики создания искусственного доминантного очага в работах В.С. Русинова [34] и его школы были красиво и убедительно показаны суть и механизмы доминанты. Так, если с помощью прямой поляризации участка коры создать очаг возбуждения, локализованный, например, в кортикальном пункте (проекционной зоне) какой-либо конечности животного, то движение этой конечности можно вызвать воздействием различных индифферентных раздражителей (световых, звуковых и т. п.). При этом двигательная реакция других конечностей не запускается. Помимо этого, В.С. Русиновым и Р.А. Павлыгиной было показано, что если поляризация осуществляется пульсирующим постоянным током, то корковый очаг возбуждения скрыто усваивает этот ритм. Тогда действие посторонних раздражителей запускает ритмические колебания (синхронизацию) активности элементов (с частотой предварительной поляризации) в самом корковом доминантном очаге, а соответственно запускаются ритмические движения конечности животного. Следует отметить, что сама поляризация моторной коры не вызывала двигательных реакций. Движения возникали лишь на афферентные раздражения (свет, звук, тактильные). Настройка на ритм возникала не сразу, а постепенно, при этом важное значение имеет афферентная импульсация. Доминантный очаг способен усваивать ритм афферентных воздействий, т. е. ритмически действующих стимулов (света, звука и др.). Усвоенный ритм сохраняется доминантным очагом надолго — в течение часов и даже дней [34].
175
В доминантном очаге усвоенный ритм во время торможения сохраняется в скрытом (латентном) состоянии и вновь после растормаживания проявляет свое афферентное и эфферентное эффективное воздействие на рефлекторную деятельность мозга. Это обстоятельство позволило В.С. Русинову предположить, что как кратковременное, так и длительное сохранение нервных следов активности служит механизмом формирования, локализации временной связи (энграммы).
В.С. Русинов считает, что доминанта образуется как рефлекторная физиологическая система, но ее особенностью является обязательное наличие первичного очага в одно из отделов центральной нервной системы. Без признания первичного, центрального, инициирующего доминантного очага — своего рода пейсмекера, модулятора — в доминирующем рефлексе трудно понять, каковы механизмы центральной перестройки в структуре условнорефлекторной деятельности, на каком уровне центральной нервной системы осуществляется конкуренция мотиваций, из которых только одна должна стать доминирующей.
Исследования разного рода доминант (оборонительной, двигательной, «поляризационной», доминанты жажды, голода и пр.) позволили уточнить диагностические свойства доминанты. Стойкое возбуждение в «центре» возникает, как правило, при длительном или неоднократном активировании рефлекторной дуги. Очаг стойкого возбуждения может быть создан гуморальным путем или адекватными для данной рефлекторной дуги раздражителями. Для формирования доминанты необходим определенный уровень повышенной возбудимости «центра». Если такой очаг повышенной возбудимости способен к суммации возбуждений, то он становится доминантным. *Доминантный очаг* суммирует возбуждения независимо от
176
модальности раздражителей, аккумулирует возбуждение за счет импульсов, не имеющих к нему «специфического» отношения (стадия «генерализованной доминанты»). Доминантный очаг «накапливает» в себе возбуждение из самых отдаленных участков, но тормозит способность

других «центров» реагировать на импульсы, имеющие к ним прямое отношение, вследствие чего формирование такого очага приводит к функциональной перестройке межцентральных отношений. Когда образуется очаг устойчивого возбуждения, он начинает усиливаться за счет « посторонних » возбуждений, и таким образом постепенно достигается пороговый уровень для поисковой (целенаправленной) реакции. Поведенческая реакция, возникшая в результате формирования доминантного состояния в «центре», всегда направлена на его прекращение. Если доминанта не достигает своего «завершения», имеет устойчивый источник, то в центральной нервной системе возникает патологический очаг. Так, например, используя «поляризационную» доминанту путем воздействия слабым постоянным током на определенные участки гипоталамуса, была создана модель гипертонии. Редукция доминанты наступает тогда, когда в результате суммации в доминантном очаге возникает такая реакция, которая устраняет источник, создающий доминантное состояние в «центре».

Хотя доминанта способна отозваться на самый широкий спектр внешних раздражителей, возникающие при этом временные связи не носят случайного характера. Доминанта отзывается преимущественно на биологически близкие стимулы, кроме того, она связана с выполнением поисковой фазы поведения не по принципу хаотических проб и ошибок, а с избирательной выборкой тех поведенческих действий, которые в прошлом приводили к успешным результатам.

177

Это обусловлено тем, что, с одной стороны, накопленный опыт индивидуальный, «ограничивает» доминантный поиск, но, с другой стороны, поисковое поведение обеспечивает обогащение «знаниями» (трансформируя энграммы, хранящиеся в памяти) [17]. Пластичность поведения обеспечивают сложные и динамические отношения между поисковой (доминантной) фазой генерализации и фазой упроченного специализированного условного рефлекса. Двусторонние связи обеспечивают как переход от генерализации к стадии специализации, так и возврат к вторичной генерализации в связи с изменившимися условиями, обстановкой.

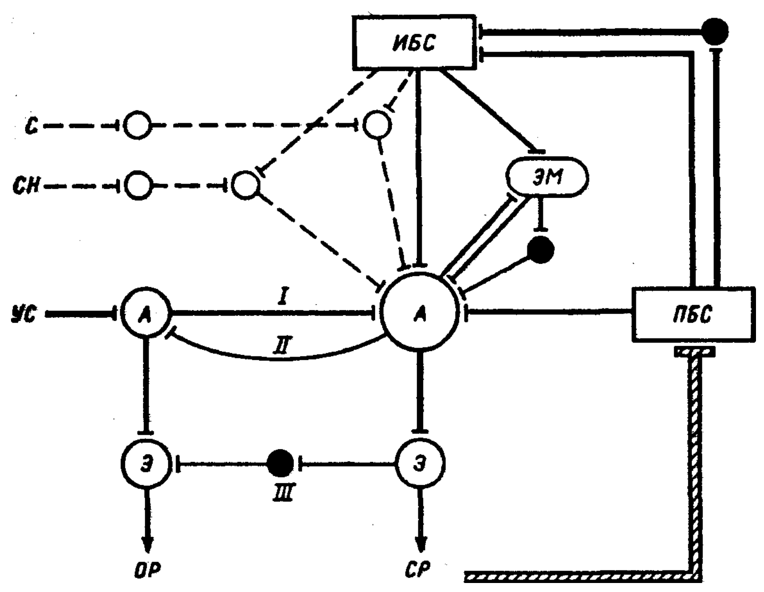
Доминанта входит в структуру условного рефлекса в виде активированной обратной связи (Симонов, 1987). Сложное *динамическое взаимодействие доминанты и условного рефлекса* П.В.Симоновым представлено в виде гипотетической схемы (рис. 20), в которую включена деятельность эмоционального «центра», выступающего в роли фактора подкрепления. Под влиянием побуждающего, инициирующего безусловного стимула (ИБС), например голодового возбуждения, специфическая (пищедобывательная) реакция (СР) приобретает доминантный характер, т. е. ее может вызвать самый широкий круг внешних раздражителей ($С—С_{Н}$). Но условным сигналом (УС) становится только тот раздражитель, действие которого один или несколько раз совпадет во времени с приходом афферентации от подкрепляющего безусловного стимула (ПБС), в данном случае пищи. Нервные механизмы эмоций сопоставляют эту афферентацию с уровнем мотивационного возбуждения. В процессе упрочения условного рефлекса начинает функционировать система обратных связей. При этом активирующая обратная связь (II) избирательно повышает чувствительность структур, воспринимающих условный

178

сигнал, а тормозная (III) — устраняет эффекторные проявления «собственной» безусловной реакции (ОР) на раздражитель, превратившийся в условный. Подкрепляющая афферентация тормозит влияние побуждающего, инициирующего воздействия (феномен

Рис. 20.* Схема взаимодействия доминанты (пунктирная линия) и условного рефлекса (сплошная линия) *(по П.В. Симонову, 1987).

I — прямая условная связь, *II* — обратная активирующая связь, *III* — обратная тормозная связь. Черные кружки — тормозные элементы, тонкая линия — побуждающие влияния подкрепляющего стимула, заштрихованная линия — инструментальный условный рефлекс; *С—СН —* индифферентные стимулы, *УС* — условный стимул, *ИБС* — инициирующий безусловный стимул, *ПБС* — подкрепляющий безусловный стимул, *А* — афферентные элементы, *Э* — эфферентные элементы рефлексов, *ОР —* ориентировочная реакция, *СР* — специфическая реакция, *Э* — эмоция



«сенсорного насыщения»), но на ранних этапах удовлетворения соответствующей потребности она может усилить побуждение по принципу «аппетит во время еды». Зависимость подкрепления от реакций субъекта превращает классический условный рефлекс в его инструментальную разновидность [34].

В последние годы получены данные, свидетельствующие о том, что быстрая выработка прочного условного рефлекса осуществляется не только в «экстремальных» условиях, но и тогда, когда в основе замыкания временной связи лежит процесс прекращения (редукции) доминанты, при этом реакция, направленная на прекращение доминанты, реализуется за счет активирования обратной связи между «центрами» [32; 34]. Интересным примером может служить эксперимент, суть которого можно свести к следующему. На фоне мотивационной доминанты голода кролику в течение суток предъявляли звуковые стимулы (неадекватные для доминанты). Через некоторое время на эти стимулы появлялись жевание или глотание (прямая связь). Когда доминанта становилась стабильной, применяли раздражение одного глаза струей воздуха. Если это безусловное раздражение вызывало не только мигание, но и жевание, т. е. наблюдалась суммация, доминанту голода прекращали и давали пищу. Одноразовое прекращение доминанты подачей пищи привело к формированию прочной временной связи. Быстрое и прочное замыкание временной связи образовалось на основе двусторонней связи между центрами. В дальнейшем, как только мотивационный центр голода достигал доминантного состояния, кролик совершал целенаправленную реакцию — мигание одним глазом — и получал пищу. Из этого опыта и ряда других экспериментальных данных Р. А.Павлыгиной и ее коллег следует, что именно наличие доминанты и ее устранение после действия условного

сигнала является условием быстрого (после одного-двух сочетаний) обучения (образования условного рефлекса) [32; 34].

Представление о механизме замыкания временной связи как о прекращении, снятии доминанты физиологически объясняет «закон эффекта» Э.Л. Торндайка. Долгое время оставалось неясным, на основе какого механизма однократное совпадение определенного действия животного с подкреплением экстренно фиксируется в памяти и животное не возвращается к безуспешным реакциям. Описанные выше факты представляются ценными также для научного обоснования

педагогических методов ускоренного обучения путем создания у обучающихся достаточно сильных эмоционально-мотивационных доминант. Теория доминант на современном этапе ее развития способна более четко сформулировать правила, соблюдение которых обеспечит быструю и прочную фиксацию новых знаний [34].

Однако следует отметить, что условные рефлексы, замыкающиеся после одного сочетания, не являются какой-то высшей, более совершенной формой обучения по сравнению с рефлексами, требующими многократных повторений для их прочной фиксации. Если бы все условные рефлексы замыкались после одного-двух сочетаний, живые существа оказались бы жертвами случайных обстоятельств. Ведь в огромном большинстве случаев одно-два совпадения стимула с подкреплением вовсе не означают, что такое совпадение будет и в дальнейшем. Именно устойчивость, а также способность к угасанию условных рефлексов при изменившихся ситуациях и обеспечивают живым существам широкие адаптивные возможности.

Механизму обратных связей Э.А. Асратян придавал решающее значение в условнорефлекторной деятельности, в организации поведенческих реакций.

181

П.В. Симонов (1987) [36] рассматривает *взаимодействие доминанты и условного рефлекса* в качестве функциональной единицы индивидуально приобретаемого поведения. Суммируя имеющиеся сведения об анатомических связях, данные о последствиях повреждений тех или иных мозговых образований, результаты регистрации суммарных и клеточных электрических процессов, а также основываясь на собственных экспериментальных данных, П.В. Симонов выдвинул гипотезу о событиях, последовательно и параллельно развивающихся в головном мозге высших млекопитающих в процессе организации поведенческого акта (рис. 21).

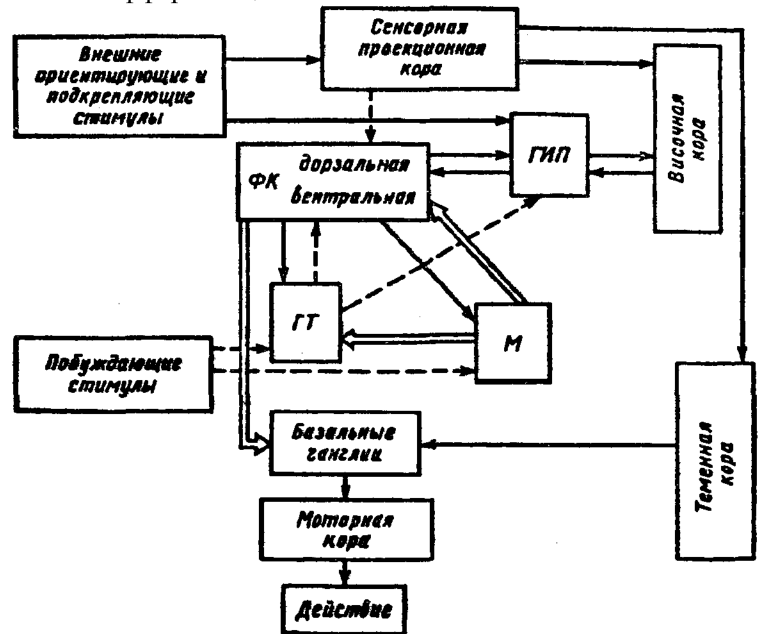
Внутренние (метаболизм) и внешние (боль, запах и т. д.) побуждающие безусловные стимулы активируют мотивационные структуры гипоталамуса (ГТ), который в свою очередь активирует гиппокамп (ГИП) и передние отделы новой коры. Благодаря гиппокампу широкий круг внешних стимулов усиливает доминантное состояние. Иными словами, гиппокамп участвует в формировании мотивационной доминанты, но выделение доминирующей доминанты связано с деятельностью ядер миндалевидного комплекса. В случае совпадения внешних стимулов с действием подкрепляющих безусловных раздражителей гиппокамп оказывается первым местом встречи сочетаемых афферентаций [36].

При сформированном поведенческом акте в результате совместной деятельности гиппокампа и фронтальной коры (ФК) отбираются те внешние стимулы или их энграммы, которые ранее сопровождались удовлетворением данной потребности. Путем сопоставления мотивационного возбуждения с наличными стимулами и энграммами, извлеченными из памяти (через височную кору), в миндалине (М) формируется эмоциональная окраска (оценка) этих

182

Рис. 21. **Схема взаимодействия мозговых структур в процессе реализации поведенческого акта *(по П. В. Симонову, 1987).***

ТИП — гиппокамп, *ФК—* фронтальная кора, *ГТ—* гипоталамус, *М—* миндалина; сплошная линия — информационная афферентация, пунктирная — мотивационные влияния, двойная — эмоционально окрашенная афферентация



стимулов и энграмм, что ведет к выделению доминирующей мотивации, подлежащей первоочередному удовлетворению. Можно отметить, что нейроны миндалины обезьян с большей избирательностью реагируют на лицо человека или морду другой обезьяны, чем аналогичные нейроны височной коры.

Сложившаяся во фронтальной коре программа действия поступает в базальные ганглии (стриатум), где путем взаимодействия с «командой» теменной коры она «вписывается» в пространственные координаты

183

предстоящего действия. Регистрация вызванных потенциалов показала, что на стадии формирования условного рефлекса теменная кора связана преимущественно с кортикальным представительством сенсорных систем, а по мере стабилизации — с моторной. Из фронтостриарной системы возбуждение через моторную кору поступает на эффекторные органы, реализующие поведение [36].

Таким образом, идея А.А. Ухтомского о том, что доминанта есть ключ к пониманию условного рефлекса, получила экспериментальное и теоретическое развитие. Получен ответ на вопрос о том, каковы механизмы взаимодействия доминанты и условного рефлекса. Они дополняют друг друга. Синтез механизма доминанты и механизма формирования условного рефлекса обусловливает два фактора организации поведения: его активный, творчески-поисковый характер (доминанта) и точное соответствие объективной реальности (упроченный, тонко специализированный условный рефлекс).

Глава VII. НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПАМЯТИ И ОБУЧЕНИЯ

Основу адаптивного (индивидуального) поведения составляют два процесса — *обучение и память.* В нейрологической памяти выделяют *генотипическую* (врожденную) память, которая обусловливает становление безусловных рефлексов, инстинктов, импринтинга, и *фенотипическую* память, мозговые механизмы которой обеспечивают обработку и хранение информации, приобретаемой живым существом в процессе индивидуального развития. Обучение и память считают неотделимыми процессами. Обучение обеспечивает постоянное пополнение и изменение знаний, приобретение новых навыков. С физиологической точки зрения научение — это результат совпадения двух сознательных или бессознательных процессов в головном мозге. В отличие от

обучения процессы памяти ответственны не только *за усвоение* (фиксацию) информации, ее *сохранение,* но и включают механизм *воспроизведения* (извлечения) информации. Благодаря механизму воспроизведения обеспечивается доступ и использование хранящейся информации. О механизме извлечения информации известно лишь то, что он основан на ассоциациях, подобных тем, какие образуются при научении. Исследование механизма индивидуальной памяти, по существу, представляет собой значительную часть области изучения механизмов различных видов обучения. Память и обучение имеют общую особенность — необходимость повторения. Как научение основано на многократном сочетании одних и тех же стимулов, так и для образования

185

следа памяти требуется повторение одной и той же информации.

§ 1. Временная организация памяти

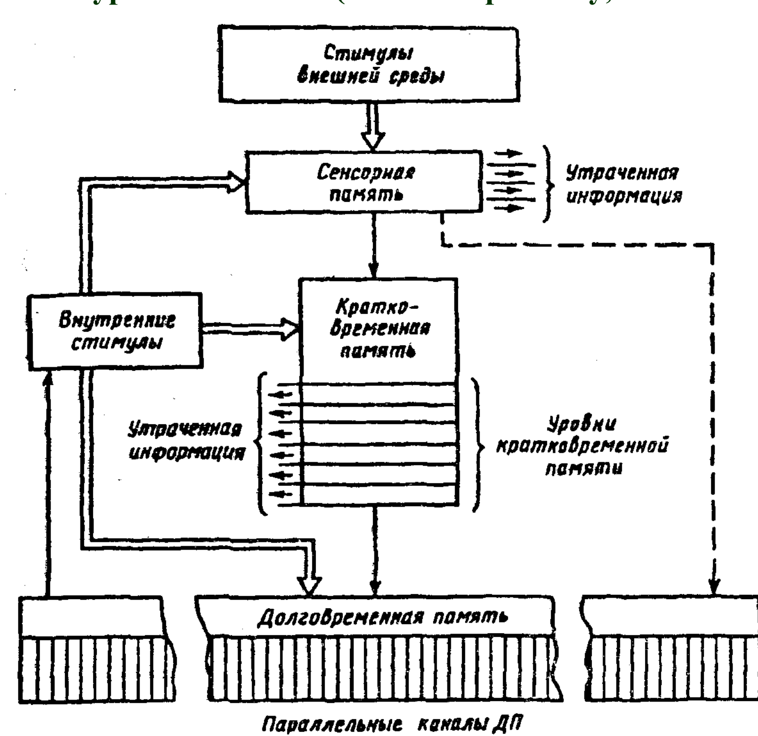
Первоначально по длительности хранения прошедших событий память рассматривали как *два последовательных этапа* — *кратковременная память (КП)* и *долговременная память (ДП)* и связывающий их процесс консолидации (постепенное самоусиление следа). Последующее накопление фактических данных привело к усложнению этой последовательной схемы (рис. 22) путем включения в нее сенсорной (перцептивной, иконической) памяти, представляющей собой непосредственный след возбуждения в сенсорной системе от внешнего воздействия [7; 47].

Психологические исследования показали, что у человека процессы памяти проявляются в двух формах: *логически-смысловой* и *чувственно-образной.* Первая оперирует в основном понятиями и является высшей, вторая — представлениями. Чувственно-образная память подразделяется на зрительную, слуховую, вкусовую, обонятельную и другие виды. Кроме *перцептивной, кратковременной и долговременной* видов памяти была выделена *промежуточная,* или лабильная память, в которой осуществляется избирательное удержание информации на время, необходимое для выполнения текущей деятельности. Таким образом, процессы памяти человека проходят по крайней мере четыре стадии.

Сенсорная память связана с удержанием сенсорной информации (доли секунд) и служит первичному анализу и дальнейшей обработке сенсорных событий. Во время этой стадии непрерывный поток сигналов организуется в отдельные информационные единицы (через гностические нейроны), часть из которых

186

Рис. 22. **Схема уровней памяти (по ГЛ. Вартапяну, М.И. Лохову, 1986)**



получает доступ (ввод) в долговременную память (пунктирная линия на рис. 22), где она сохраняется неопределенно длительное время. Остальная информация из сенсорной памяти

устраняется путем спонтанного разрушения или «стирания» при поступлении повой. Сенсорный след занимает больше времени, чем само воздействие, из-за задержек и переключений в центральной нервной системе. Поэтому длительность сохранения следов в сенсорной памяти составляет 0,1—0,5 с. Главной ее особенностью является относительно неограниченная емкость. Это обеспечивает

187

возможность эффективного функционирования других видов памяти путем выбора, фиксации и переработки наиболее важной для организма информации.

Судьба отобранного для хранения материала определяется его характером. *Невербальная информация* из сенсорной памяти поступает во вторичную память (промежуточную), где она может храниться от нескольких минут до нескольких лет. *Вербальная* (речевая) *информация* передается в *первичную* (кратковременную) память — систему хранения (на период в несколько секунд) с ограниченной емкостью (примерно 7+2 бита). Вербальный материал требует более длительной «активации», повторения и, лишь пройдя повторные циклы через первичную память, поступает во вторичное хранилище. Эффективность переноса возрастает с увеличением времени обработки информации в первичной памяти. Существенным фактором в организации *вторичной памяти* является значимость информации для индивидуума. Эта особенность находит отражение в характере ошибок при воспоминании. Если во время считывания из первичной памяти ошибки состоят в использовании близких звуков, то при извлечении материала из вторичной памяти ошибки представлены конструкциями со сходными значениями. Во вторичной памяти фиксируются пространственно-временные отношения элементов материала, поступающего на хранение. Наиболее прочное удержание информации обеспечивает *третичная (долговременная) память.* Здесь фиксируются персональные данные, способность к чтению, письму, профессиональные навыки. Этот вид памяти более устойчив к мозговым повреждениям.

Психологические исследования последних лет подтверждают существование промежуточной или лабильной памяти. Действительно, как уже указывалось, объем краткосрочной памяти весьма невелик

188

(7±2 единицы), хотя эти информационные единицы могут меняться в зависимости от организации материала; объем краткосрочной памяти явно недостаточен для обеспечения записи в долговременную память непрерывного потока важной внешней и внутренней информации. Принято считать, что промежуточная память обладает большей емкостью, чем кратковременная, и сохраняют информацию в течение нескольких часов без повторения. Существует предположение, что очищение регистра памяти происходит во время сна, когда кратковременная память не занята поступающей внешней информацией. Обработка и перевод информации из промежуточной в долговременную память — в два этапа. Первый этап — логическая обработка информации (происходит в период сна, дельта-сна). Второй этап — ввод обработанной информации в долговременную память (осуществляется в период быстрого сна, когда на ЭЭГ появляется активность, соответствующая состоянию бодрствования).

Для развития представлений о физиологии памяти имели существенное значение клинические и экспериментальные наблюдения о нарушениях или потере памяти на события, непосредственно предшествовавшие поражению мозга или электрошоковой терапии. Такой вид нарушения памяти получил название *ретроградной амнезии.* Самым распространенным способом вызова экспериментальной амнезии у животных является применение электроконвульсивного шока. Уже в первой работе СП. Дункана, опубликованной в 1948 г., было показано четкое ретроактивное действие электрошока на выработанный условный рефлекс. Градиент (длительность) ретроградной амнезии не превышал 10 м, выраженность амнезии была обратно пропорциональной величине интервала между завершением обучения и моментом нанесения

189

электрошока. Амнестический эффект в значительной степени зависит от сложности навыка, которому животное обучалось. Например, для условнорефлекторного научения реакции избегания крысы максимальный амнестический эффект возникает, когда «конвульсии» следовали не позднее чем через 15 м после научения. Но эффект практически исчезает, когда интервал между выработанным условным рефлексом и амнестическим воздействием увеличивался до 1 ч. При этом забывание упроченных навыков не возникает. В последующих работах эти факты неоднократно подтверждались, хотя градиент ретроградной амнезии варьировал от долей секунд до многих часов. Ретроградная амнезия может быть следствием электрической стимуляции

некоторых областей мозга человека и животных; она наблюдается в результате введения некоторых фармакологических (особенно наркотических) веществ, возникает также при гипо- и гипертермии, гипер- и анаксемии. При этом память на давно прошедшие события не страдает.
Таким образом, фенотипическая память человека и животных реализуется как минимум двумя мозговыми механизмами. Представление о *двойной природе памяти* было выдвинуто на основе психологических исследований ретроактивного торможения (забывания, возникающего в условиях интерферирующих воздействий). С физиологической точки зрения память стали рассматривать как развернутый во времени процесс, развивающийся в виде последовательности двух этапов кратковременной и долговременной памяти. Кратковременная память представляется как период неупроченных следов в нервной системе, подверженных «необратимым» разрушениям амнестическими воздействиями. Тот период времени, в течение которого след упрочивается, становится нечувствительным
190
к внешним и интерферирующим воздействиям, составляет период *консолидации.*
Одной из первых гипотез о механизме кратковременной памяти является *гипотеза реверберации.* Анатомическим обоснованием этой идеи служили классические данные Лоренто де Но о наличии в ткани мозга замкнутых нейронных цепочек. Вполне допустимо, что по замкнутым нейронным сетям мозга может осуществляться реверберация (циркуляция) импульсной активности в течение нескольких минут. Этого времени повторного пробега импульсов по замкнутым нейронным контурам должно быть достаточно для синаптических процессов, переводящих динамический импульсный код в структурные изменения мембран постсинаптических нейронов.
Гипотеза реверберации как основа обучения в последние годы потеряла свою популярность. Возражения ряда исследователей сводятся к тому, что амнестические воздействия должны необратимо разрушать «реверберирующие следы» кратковременной памяти. В этом случае ретроградная амнезия и забывание должны стать необратимыми. Однако достоверно известно, что после амнестических воздействий, нанесенных в фазу формирования кратковременного следа после «конвульсий», постепенно происходит полное восстановление памяти на забытые события, воспоминание которых может быть ускорено методом «напоминания », кроме того, наблюдается восстановление памяти под воздействием второго электрошока, а также возможно самопроизвольное восстановление выработанного обучения. На основании этих фактов участие реверберационных процессов в механизмах памяти многими авторами полностью отрицается. Экспериментальные данные в пользу такого механизма памяти пока отсутствуют.
191
Относительно природы кратковременной памяти высказывается предположение о *двухэтапном развитии ее процессов.* Выделив собственно кратковременную память, устойчивую к электрошоку и гипоксии, и промежуточную, чувствительную к этим воздействиям, было показано, что в основе этих двух этапов краткосрочной памяти лежат разные по своей природе метаболические процессы, причем электрические сигналы запускают биохимические процессы.
Электрофизиологическими и биохимическими методами исследований было показано, что процессы развития кратковременных и долговременных следов могут возникать одновременно, сосуществуя в период образования и укрепления временной связи (энграммы). В то же время приводятся данные, что в ряде случаев на ранних стадиях обучения функционируют преимущественно механизмы кратковременной памяти, подготавливая основу для долгосрочного хранения условнорефлекторного замыкания. Специальные опыты показывают, что удельный вес этих видов памяти различен на разных этапах запечатления памятного следа, как, впрочем, различны и механизмы, лежащие в основе кратковременной и долговременной памяти.
В последние годы наибольшее предпочтение отдается гипотезам, представляющим память как *единовременный процесс формирования и закрепления энграммы* для длительного хранения. Развитию этих идей предшествовала работа А.М. Шнейдера и В.Б. Шермана, опубликованная в 1968 г. Применив методику реактивации следа памяти, они впервые показали, что для амнестического забывания существенным является не время между обучением и электрошоком, а время между воспроизведением следа памяти и электрошоком. Позднее различными экспериментами было показано, что электрошок может вызывать
192
амнестическое забывание даже прочных памятных следов, если он наносится сразу после стимула (например, условнорефлекторного сигнала), воспроизводящего давно выработанное обучение, т. е. активирующего следы памяти. Все эти данные интерпретируются как свидетельство того, что

ретроградная амнезия в результате электрошока, а также, вероятно, из-за травматических повреждений является скорее результатом потери возможности воспроизведения следов памяти, чем нарушением механизмов кратковременной памяти.

Предполагается, что мнестическое забывание у человека также связано не с разрушением энграммы памяти, а с их временным переводом в под пороговое состояние, вследствие чего они становятся недоступными для произвольного извлечения. В то же время эти следы носят обратимый характер и при подсказке (методом «напоминания») или спонтанно могут актуализироваться.

По одной из гипотез, получивших широкий резонанс, ввод информации в мозг сопровождается возникновением энграммы. Эта энграмма сама по себе недолговечна и закрепляется лишь при достаточной интенсивности модулирующих процессов, вызванных воздействием сопутствующих неспецифических реакций (ориентировочных, эмоциональных). Закрепление осуществляется параллельно через соответствующие структурнобиохимические изменения на клеточном, субклеточном и молекулярном уровнях. С точки зрения этой гипотезы кратковременная память представляет собой процесс затухания (при условии отсутствия или слабости неспецифической активации). Она участвует в закреплении энграммы за счет преобразования синапсов (избирательное повышение эффективности синаптической передачи), а также повышении возбудимости постсинаптических нейронов, задействованных данной информацией.

193

Другой привлекающий внимание вариант современной гипотезы, предложенной в 1984 г. И.А. Корсаковым и Н.К. Корсаковой, состоит в том, что фиксация следа памяти происходит «мгновенно», по типу импринтирования (запечатления, одномоментного обучения), а время, необходимое для упрочения знаний, требуется главным образом для формирования программы воспроизведения. Кратковременная память представляет собой следовое воспроизведение материала, уже зафиксированного в памяти (т. е. это тот этап, когда человек осознает информацию). В программу воспроизведения должны быть включены оценочные признаки (значимые, ситуационные, временные), а также эмоциональные характеристики информации. Сопутствующие признаки фиксируемой информации могут иметь ключевое значение в программе воспроизведения. Так, чтобы помочь вспомнить, пользуются методом «напоминания», подсказки. Животному обычно создают ту же экспериментальную ситуацию или предъявляют часть информации, или эмоциональный фон, на котором проводилось обучение. Авторы предполагают, что именно формирование программы воспроизведения и принимается нередко за процесс консолидации.

Таким образом, *временная организация обучения и памяти* — это не просто организованная во времени совокупность нейробиологических событий, а *многокомпонентный процесс,* включающий оценку значимости поступившей в мозг информации и реализацию организующей роли фактора времени. Традиционно выделяемые долговременная память и различные формы недолговременной памяти (сенсорная, кратковременная и промежуточная память) могут, по-видимому, рассматриваться как перекрывающиеся этапы жизни единой энграммы, складывающейся из специфических и неспецифических компонентов [3; 7; 16].

194

§ 2. Структурно-функциональные основы памяти и обучения

Каждый вид памяти (сенсорная, кратковременная и долговременная) с функциональной точки зрения обеспечивается мозговыми процессами разной сложности и механизмами, связанными с деятельностью различных систем мозга, которые в свою очередь связаны как структурно, так и функционально. Память выступает то как динамическая функция, развивающаяся во времени, то как сложно организованная материальная структура, локализованная в пространстве мозга. Характеристика функциональных систем («функциональных органов», по А.А. Ухтомскому), складывающихся из различных мозговых образований в процессе фиксации энграммы, реализации функции памяти, и составляет структурно-функциональную основу памяти и обучения.

Выявление топографии систем, реализующих энграмму, связано с большими трудностями из-за динамизма и широкой распределенности. Формирование энграммы есть сложная динамическая структура, в которой участвует обширный круг мозговых образований, но каждое из них играет особую роль в реализации тех или иных видов нервной деятельности, осуществляя свой временной и функциональный вклад [6; 16]. Предполагается, что в процессе обучения в корково-подкорковых структурах формируется модель пространственного распределения совозбужденных

структур и при включении пускового стимула (условного, обстановочного, мотивационного, словесного и др.) воспроизводится энграмма совозбужденных пунктов, определяющая конечный специфический результат условнорефлекторной деятельности.

195

В основе объединения различных мозговых образований в определенные функциональные системы памяти могут лежать разные исходные принципы. Одним из наиболее глобальных принципов является выделение структур, которые входят в собственно систему памяти, т. е. участвующих в хранении запомненной информации, и систему структур, образующих регуляторную (модулирующую) систему памяти. В реализации этого подхода значительные трудности составляет выявление макроструктур, в которых может быть локализована целостная энграмма, а не ее отдельные компоненты. На это в 1950 г. указывал К.С. Лешли в своей известной работе «В поисках энграммы». Проблема локализации энграммы остается одной из сложнейших и, по существу, далекой от решения. К регуляторным механизмам памяти относят те структуры, вмешательства в деятельность которых приводят к изменению функции памяти. *Система регуляции* памяти включает *два уровня: неспецифический* («общемозговой») и *модально-специфический* (« региональный»). К модально-специфическому уровню модуляции памяти относят различные отделы новой коры, за исключением лобной коры. К неспецифическому уровню регуляции процессов памяти относят ретикулярную формацию (мезэнцефалическую), гипоталамус, ассоциативный таламус, гиппокамп и лобную кору. Тесная функциональная связь звеньев неспецифической и специфической систем модуляции памяти, по существу, включает их сепаратное функционирование. Это означает, что любая форма модуляции памяти включает неспецифические и специфические компоненты в их динамическом взаимодействии [3; 6; 7; 15; 35].

Фиксация информации событий внешнего мира в их пространственной и временной взаимосвязи требует известного времени, т. е. представляет собой

196

многоэтапный процесс. *Первый этап* формирования энграммы связан с возникновением сенсорных следов, составляющих содержание сенсорной памяти. Они возникают за счет деятельности сенсорных систем, анализаторов, оптимальный уровень функционирования которых обеспечивается активирующими системами мозга. Одновременно с приходом сенсорной информации в корковые зоны наступает *второй этап,* определяющий кратковременную память. На данном этапе осуществляется процесс сортировки сенсорных сигналов, выделения из них новой для организма информации. Это происходит через включение механизма ориентировочного рефлекса, который в основном обеспечивает взаимодействие модально-специфических (анализаторных) систем с гиппокампальной формацией с ее большим и малым лимбическими кругами. По концепции О.С. Виноградовой, гиппокампальная система выполняет роль специального предварительного устройства, не допускающего жесткой фиксации всех случайных следов и способствующего наилучшей организации классификационной системы хранения следов в долговременной памяти. В долговременной памяти *(третий этап)* в основном фиксируются события, значимые для организма. Отбор значимых событий среди новых, выделенных гиппокампальной системой, осуществляет система подкрепления, которая представлена сложным эмоционально-мотивационным аппаратом. Долговременная память формируется при непременном участии систем подкрепления, т. е. она имеет условнорефлекторную природу. Долговременная память активно вовлекается в деятельностный процесс в период выделения гиппокампальной системой новых сигналов, сфокусированных в текущем «поле сознания», и оценивает значимость этих сигналов в отношении их способности к удовлетворению потребностей организма.

197

Значимое в положительном или отрицательном отношении фиксируется в долговременной памяти. На этом последнем этапе следовые процессы переходят в устойчивую структуру. В этом звене фиксации энграммы молекулярные процессы на клеточном и субклеточном уровне играют ключевую роль [7].

В отношении мозгового аппарата памяти сложилось представление, что, подобно другим высшим функциям, память организована *по полисистемному принципу.* Н.П. Бехтерева, обобщая многочисленные данные по электростимуляции мозга человека, приходит к принципиальному заключению, что, «хотя существуют зоны мозга, имеющие тесную связь с процессами памяти, данные записи физиологических показателей мозга и его электрической стимуляции

свидетельствуют об организации по распределенному принципу... Создается впечатление не просто о системном характере организации памяти, а о множестве систем, обеспечивающих различные виды и различные фазы для каждой памяти, имеющие общие для всех и различные для каждой из них звенья» [6, с. 170]. Основанием для отнесения той или иной структуры к системе памяти считают степень влияния этой структуры на закрепление результатов обучения в одном и том же опыте при ее выключении.

Как показало большинство исследований, повреждение или удаление участков конвекситальной мозговой коры приводит к развитию избирательных, модальноспецифических дефектов памяти, касающихся только тех видов стимулов, которые воспринимаются, перерабатываются и, возможно, сохраняются в корковом поле анализатора. При локальных поражениях ассоциативных корковых зон наблюдаются частичные двигательные, зрительные, слуховые и другие амнезии, в основе которых лежит распад ранее упроченных условнорефлекторных связей, т. е.

198

нарушается долговременная память. Установлено, что при поражении коры особенно затруднено запоминание и хранение более сложного и менее эмоционально значимого материала. Предполагается, что височная ассоциативная кора, нейронам которой свойственны гностические характеристики (унитарное восприятие), может принимать участие в формировании и, возможно, хранении образной памяти. Феномены непроизвольного воспоминания пациентами далеких событий были продемонстрированы в работах У.Пенфилда, проводившихся электростимуляцией височной доли при нейрохирургическом лечении. Отмечается, что яркие воспоминания возникают при электрораздражении эпилептического мозга, в котором снижены пороги возбудимости и потому облегчена активация следов памяти.

Взгляд на *мозговую кору* как основной субстрат долговременной памяти большинством исследователей считается достаточно обоснованным. В то же время дефекты памяти, возникающие при поражениях корковых участков, могут объясняться не только разрушением хранящихся в них следов, но и затруднением воспроизведения. В значительной степени это замечание касается височной коры и лобных долей мозга. Так, при «лобном синдроме» наблюдается затруднение активной организации действий, инертность стереотипов, легкая отвлекаемость. Все это приводит к невозможности избирательного воспроизведения следов текущего события и прошлого опыта. По-видимому, это связано с тем, что в лобную и фронтальную кору поступает мотивационное возбуждение из лимбической системы. Фронтальная кора производит селекцию высокозначимых сигналов, отсеивая второстепенные для данного момента стимулы. После удаления фронтальных отделов неокортекса значение сигналов (часто и редко подкрепляемых) уравновешивается, все

199

сигналы становятся одинаково эффективными. Лобные отделы коры имеют разную функциональную причастность. Дорсальные области (связаны анатомически с гиппокампом) обнаруживают преимущественную причастность к «информационным» системам мозговых образований, а вентральные отделы (связанные с миндалиной) в большей степени причастны, к «мотивационной» системе. Лобная кора может влиять на гиппокамп, участвующий в селекции стимулов в процессе ориентировочно-исследовательской деятельности.

В обеспечении памяти и в генезе ее нарушений значительная роль отводится *гиппокампу.* Существует две гипотезы. Согласно одной из них гиппокамп оказывает косвенное влияние на механизмы обучения путем регуляции бодрствования, направленного внимания, эмоционально-мотивационного возбуждения. По второй гипотезе, получившей в последние годы широкое признание, гиппокамп непосредственно связан с механизмами кодирования и классификации материала, его временной организации, т. е. регулирующая функция гиппокампа способствует усилению и удлинению этого процесса и, вероятно, предохраняет следы памяти от интерферирующих воздействий, в результате создаются оптимальные условия консолидации этих следов в долговременную память.

Гиппокампальная формация имеет особое значение на ранних стадиях обучения, условнорефлекторной деятельности. При выработке пищевых условных рефлексов на звук коротколатентные ответы нейронов были зарегистрированы в гиппокампе, а длинно-латентные ответы — в височной коре. Именно в гиппокампе и перегородке найдены нейроны, активность которых изменялась только при предъявлении спаренных стимулов. Гиппокамп выступает первым пунктом конвергенции условных и безусловных стимулов.

200

Будучи структурой, где мотивационное возбуждение заднего и переднелатерального гипоталамуса сопоставляется с информацией, поступающей из внешней среды (через перегородку), равно как и со следами ранее накопленного опыта (из коры), гиппокамп, по-видимому, осуществляет двойную функцию. Прежде всего он играет роль селективного входного фильтра, канализирующего насущные стимулы, подлежащие регистрации в долговременной памяти, и угашающего реакции на посторонние раздражители в данный момент. В то же время гиппокамп участвует в извлечении следов из памяти под влиянием мотивационного возбуждения. Следы могут извлекаться из памяти независимо от внешних стимулов, а также могут обеспечивать ожидание этих стимулов по механизму тонических обратных связей. Иначе говоря, гиппокамп может участвовать не только в фиксации, но и в воспроизведении усвоенной информации путем сохранения адресов хранящихся в памяти следов. Но поскольку при поражении гиппокампа аппарат воспроизведения страдает не полностью, то предполагается, что дефект воспроизведения при амнезии может быть обусловлен расстройством эмоционально-мотивационных процессов, а также нарушением отбора и организации материала.

Высказывается предположение, что способность к обучению связана с уровнем функциональной активности гиппокампа, которая в свою очередь наследственно детерминируется. Развитие гиппокампа в эволюции, завершение его созревания в онтогенезе совпадают с критическим периодом — переходом к самостоятельному установлению контактов со средой, к активному ориентировочно-исследовательскому поведению. У незрелорождающихся нейрогенез гиппокампа завершается именно в это время. Исследования клеточной и синаптической активности показали, что

201

пирамидные поля CA_1 и CA_3 гиппокампа помимо обычных для них свойств проявляют уникальную способность к генерации длительных, исчисляемых часами и неделями, потенциаций синаптической передачи. Длительно действующую *посттетаническую* потенциацию (ПТП) рассматривают как основу формирования памятного следа. Длительная потенциация возникает в шипиковых синапсах пирамидных клеток гиппокампа после повторяющихся пресинаптических стимуляций. Она аналогична условному рефлексу: повторяющаяся в течение 12 дней стимуляция приводит к сохранению потенциаций в течение 37 дней; большее число стимуляций, выступающих в качестве подкрепления, обеспечивает сохранение потенциаций в течение многих недель; обширные зоны коры отвечают на возникновение потенциаций в гиппокампе генерацией собственной длительно действующей потенциации.

Исследования особенностей топографического распределения гигантских синапсов мшистых волокон (или аксонов гранулярных клеток зубчатой фасции), так называемых «синаптических окончаний с памятью» на пирамидных нейронах гиппокампа, проведены на различных генетических линиях мышей и крыс. Установлены линейные (генотипические) различия по числу и локализации гигантских синапсов на дендритах пирамидных нейронов гиппокампа. Анатомические различия находятся в определенной связи со скоростью образования условного рефлекса. У животных, селектированных по высокой скорости образования условных рефлексов (реакции избегания), терминали мшистых волокон наиболее многочисленны на апикальных дендритах пирамидных клеток, а у животных с низким уровнем реакции избегания — на базальных дендритах. Общая площадь, занятая волокнами, оказалась равной. У крыс с высоким уровнем

202

активного избегания оказалась большая ширина двигательной коры, большие размеры зубчатой фасции и мозолистого тела. Допускается, что распределение мшистых волокон является неизбежным конечным этапом усиления пути: кора больших полушарий — энторинальная кора — зубчатая фасция — поле CA_3 гиппокампа. Предполагается, что увеличенные размеры пирамидных нейронов гиппокампа служат показателем его функциональной активности (большая поверхность нейрона способна принять больше афферентных импульсов, приходящих на тело клетки как извне, так и от интернейронов). Можно отметить, что животные с разным генотипом различаются по нейроанатомическим признакам, способности к обучению, а также по порогу возбудимости. Как уже отмечалось, увеличение и усложнение дендритного дерева нейрона в филогенезе необходимы не только для приема большого числа приходящих импульсов, но и для их предварительной обработки. Известно, что дендриты и синаптические связи пирамидных нейронов новой коры и гиппокампа формируются в процессе онтогенетического развития мозга. Причем у молодых особей концы дендритов, в частности апикальных, какое-то время остаются

свободными для образования новых синаптических контактов. Участки дендрита, расположенные ближе к телу нейрона, связаны с более прочными и простыми натуральными рефлексами, а концы служат для образования новых избирательных связей, ассоциаций. В зрелом возрасте на дендритах уже нет свободных от нейрональных контактов участков, зато при старении прежде всего страдают именно концы дендритов с более поздними синапсами. Возможно, именно это является морфологической основой для такого широко известного в неврологии и в обыденной жизни факта, когда в старости трудно усваивается новый материал, забываются текущие

203

события, но легко воспроизводятся прошлые события. Помимо этого, есть все основания предположить, что онтогенетическое гетерохронное созревание специфических синапсов является необходимым приспособлением для пространственно-временного распределения нервных импульсов на нейроне, что обеспечивает вовлечение его в определенную энграмму.

Результаты морфологических и физиологических исследований привели к представлению о существовании *кольцевой системы:* гиппокамп — гипоталамус — ретикулярная формация. Эта филогенетически древняя система объединена прямыми и обратными связями, через которые новая кора осуществляет саморегуляцию и регуляцию других мозговых систем. При воздействии внешнего стимула в неокортексе формируются или включаются ранее сформированные кортикофугальные избирательно облегчающие или тормозящие эффекты, которые направляются на ретикулярные интернейроны, воспринимающие афферентную импульсацию. Кортикофугальные импульсы, предварительно обработанные по физическим и биологическим параметрам, направляются к ретикулярным нейронам для минимизации и селективности подкорковых влияний на кору.

Активирующая ретикулярная формация оказывает не только общее активирующее влияние на процесс формирования энграммы, но и непосредственно включается в ее структуру. В период действия наркотических и других нейрофармакологических средств, угнетающих функцию ретикулярной формации, нарушается запоминание нового материала любой модальности независимо от ее сложности и эмоциональной значимости. Это объясняется прежде всего подавлением активирующих ретикулокортикальных влияний, и от этого ухудшается консолидация следов.

204

В противоположность этому раздражение ретикулярной формации облегчает обучение, ускоряет закрепление энграммы.

Усиление активности *таламокортикальной системы* с помощью электрической стимуляции или нейрофармакологических препаратов сопровождается улучшением кратковременной памяти, в частности наиболее примитивной ее формы, так называемой *«эхо-памяти»,* т. е. возрастает объем непосредственно воспроизводимого материала после его предъявления в быстром темпе. При деструкции (разрушении) некоторых таламических ядер (дорсомедиального и вентролатерального) может отмечаться затруднение усвоения нового материала или удержания ранее заученной информации, выявляются также дефекты памяти на отдаленные события. Однако поскольку эти явления преходящи, предполагается, что подобные нарушения памяти связаны с ослаблением активирующих влияний названных ядер на лобные отделы коры.

Как показывают эксперименты последних лет, таламопариетальная система обеспечивает селективное внимание к значимым стимулам среды и селективно воздействует на ведущие звенья предстоящего двигательного исполнительного акта. Сведения о внешней среде поступают в лобные отделы коры как от сенсорных проекционных зон (по транскортикальным путям), так и через ассоциативные ядра таламуса. На основе этой преходящей информации и извлеченных из памяти энграмм фронтальной корой строится программа реализации двигательного поведенческого акта.

Взаимодействие двух потоков импульсов, их обработка и сравнение лежат в основе специфической интегративной функции *лобных долей,* формирующих общие программы поведения и команды для ближайших подкорковых образований, в частности для

205

неостриатума, где также происходит сравнение двух потоков импульсаций, что является важным для формирования всех видов двигательных реакций. Для образования и реализации условнорефлекторных форм поведения кортикальный уровень обработки сигналов является более важным, чем неостриарный. В этом проявляется определенная иерархия двух систем интеграции.

Таким образом, условный рефлекс (энграмма) представляет собой высокоинтегрированное

явление, в котором принимают участие различные корковые и подкорковые образования мозга, вовлекаемые в интегративный процесс с разным функциональным и временным вкладом. Признавая нейрофизиологическую специфичность мозговых образований, обусловленную особенностями переработки афферентного для данных образований потока носителей информации (например, нервных импульсов), можно говорить о широкой мозговой топографии функциональных агрегатов, задействованных в процессе обучения.

§ 3. Клеточные и молекулярные механизмы обучения и памяти

Широкое вовлечение корково-подкорковых структур в механизмы замыкания ассоциативной связи, формирования энграммы основано, с одной стороны, на явлении иррадиации раздражительного процесса по специфическим и неспецифическим системам мозга, а с другой — на достоверно установленных фактах конвергенции разномодальных импульсов на одном нейроне. Впервые *гипотеза конвергентного принципа замыкания ассоциативной связи* была сформулирована Дж. Экклсом в 1968 г. Он предположил существование «центра» конвергенции, не имеющего определенной локализации. На нейронах, входящих

206

в состав этого «центра», происходит встреча сочетаемых раздражителей. По принципу конвергенции гетерогенных стимулов на таком нейроне происходит формирование пространственно-временной структуры. Гипотеза Дж. Экклса получила дальнейшее развитие и была дополнена представлениями о следовых процессах и их роли в формировании и фиксации энграммы. Основу формирования памятного следа составили феномен реверберации импульсной активности по замкнутым нейронным цепям и явление длительной синаптической (посттетанической) потенциации, хорошо изученное в нейрофизиологии.

Принцип конвергенции стимулов гетерогенной модальности получил основательное развитие в теоретической концепции П. К. Анохина [1] о конвергентном замыкании ассоциативных связей. Имеющие место при образовании ассоциативной связи нейрофизиологические процессы *проторения, суммации, посттетанической потенциации, взаимодействие сигналов* различных сенсорных модальностей и биологических модальностей, по мнению П.К. Анохина, являются недостаточными для объяснения длительности явлений фиксации нервных связей на синаптическом уровне. Эти процессы являются необходимыми только для проведения нервных импульсов из разных структур мозга к тем пунктам, которые обеспечивают реальную фиксацию энграммы. К ним относятся, по гипотезе П.К. Анохина, прежде всего молекулярные преобразования в пределах мембраны и цитоплазмы постсинаптического нейрона. Особые свойства подкрепляющего фактора определяются специфическими химическими реакциями, которые он вызывает. Химически гетерогенная чувствительность мембраны клетки обеспечивает ей «различение» эффективных (подкрепляемых) и неэффективных (неподкрепляемых) синаптических входов Именно в

207

пределах мембраны и цитоплазмы нейрона происходит ассоциация эффектов условной и безусловной стимуляции с последующим выходом сложившейся интеграции на аксон в виде импульсного разряда клетки. Именно химическая гетерогенность мембраны клетки является отправным пунктом для запуска цепей биохимических процессов в цитоплазме нейрона. Начальная цепь ферментативных процессов приводит к изменению кодов на молекуле рибонуклеиновой кислоты и к фиксации новой констелляции в белковой молекуле. Таким образом, местом «сцепления» сочетаемых стимулов оказываются конкретные нейроны, а действие механизма ограничивается их мембраной и цитоплазмой.

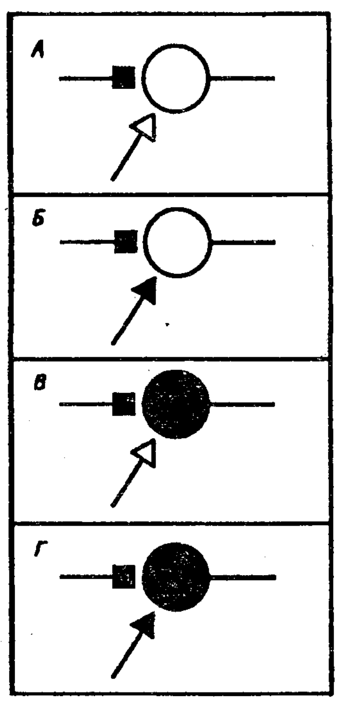
В настоящее время исследования ведутся по пути двух основных гипотез механизмов обучения — *синаптической,* предполагающей участие синаптических соединений в формировании феноменов пластичности, и *мембранной,* включающей постсинаптическую локализацию следового процесса (от изменений свойств возбудимой постсинаптической мембраны до цитоплазматических белковых изменений нейрона).

Синаптическая гипотеза давно привлекает внимание исследователей. Неоднократно высказывались предположения, что в основе обучения могут лежать не только механизмы изменения эффективности имеющихся межклеточных связей, но и проторение новых связей и контактов [13]. Эффективность синаптической передачи оценивается по величине возбуждающего постсинаптического потенциала (ВПСП), генерируемого в ответ на одиночное электрическое раздражение волокна (группы волокон), образующего исследуемый синапс (группу синапсов). В

зависимости от условий, вызывающих изменения синаптической эффективности, выделяют несколько типов модифицирующихся или «обучающихся» синапсов
208
(рис. 23). Простейшей формой пластичности межнейронных связей является синапс Экклса (см. рис. 23, А), повышающий свою эффективность по мере «упражнения» в результате развития посттетанической потенциации. Для объяснения явления привыкания, угашения реакций Г. Хорном в 1969 г. выдвинуто предположение о существовании синапсов, постепенно снижающих свою проводимость, «привыкающих» синапсов. Механизмом формирования условного рефлекса, требующего сочетания двух раздражителей, по Ю. Конорскому, служит модель усиления синаптической эффективности, условием которой является совпадение активации пресинаптического пути (терминали) с активацией подкрепляющего пути, при этом сигналы подкрепления могут передаваться с помощью

Рис. 23. **Основные виды гипотетических модифицирующихся синапсов.**

А — активация синапса *(Дж. Экклс, 1953),* Б—активация синапса и подкрепляющей системы *(Ю.Конорский, 1948),* В — активация синапса и постсинаптического нейрона *(Д. Хебб, 1949),* Г — активация синапса, подкрепляющей системы и постсинаптического нейрона *(Дж. Гриф фит, 1966)*



209
синапсов, оказывающих пресинаптическое облегчение (рис. 23, Б). С 1949 г. широкую известность получила гипотеза Д.О. Хебба, постулирующая в качестве условия синаптической модификации совпадение пресинаптической активности с разрядом постсинаптического нейрона (рис. 23, В), причем такое совпадение может приводить как к росту эффективности синапса, так и к ее снижению. Однако эксперименты показали, что процесс обучения, развивающийся по механизму простой ассоциации в виде пре- и постсинаптической активации, требует значительного числа применений. Например, при сочетании периферического условного стимула с прямым раздражением коры, вызывающим активацию двигательного центра (безусловный стимул), условный рефлекс или не вырабатывается, или требует большого числа сочетаний в течение нескольких дней, в то время как введение дополнительного подкрепления в виде пищи или стимуляции латерального гипоталамуса приводит к быстрой выработке условного рефлекса. Таким образом, в двухфакторных (см. рис. 23, Б, В) и трехфакторных (см. рис. 23, Г) схемах выработки ассоциативного научения должны быть учтены факторы, оказывающие дополнительный (модулирующий) вклад в эффективность обучения. Искусственная активация модулирующей системы соответствует «мотивационному возбуждению» и отражает модель достижения полезного результата, т. е. «эффект Торндайка». Иначе говоря, в механизмах обучения необходимо учитывать сигналы, зависящие от уровня мотивации, внимания, бодрствования и т. п.

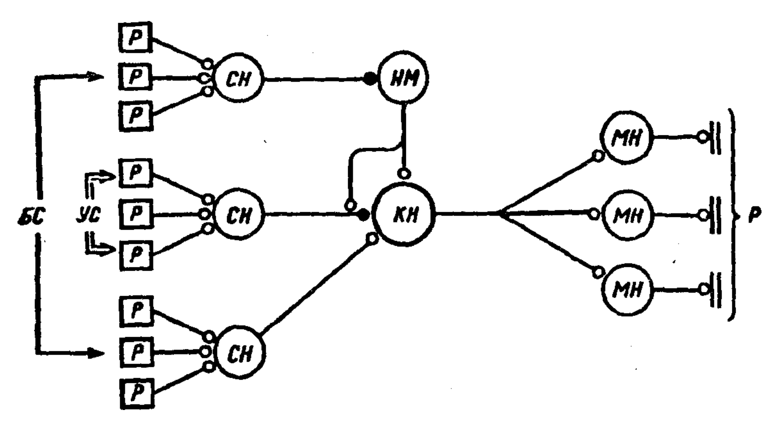
Эти модулирующие сигналы, воздействуя на мембранные механизмы (возрастание сопротивления и деполяризационные сдвиги мембранного потенциала) постсинаптического нейрона, переводят его в состояние повышенной возбудимости.
210
Функциональная гипотеза Дж. Экклса предполагает, что обучение состоит в длительных пластических изменениях межнейронных связей, представляющих собой *стойкое повышение эффективности* определенных *синапсов* в результате посттетанической потенциации. На клеточных аналогах корково-коркового условного рефлекса, где в качестве условного стимула использовалась прямая стимуляция через электрод участка коры, отдаленного от места регистрации активности коркового нейрона, а в качестве безусловного стимула — эффективное для регистрируемого нейрона раздражение ближайшей к нему поверхности коры, было обнаружено в большей части нейронов быстрое и кратковременное усиление ВПСП в результате развития механизма корковой посттетанической потенциации.

Для более точного анализа механизмов пластических перестроек исследователи пользуются регистрацией моносинаптических реакций, что составляет значительные методические трудности. Неоднократно предпринималась попытка экспериментальной проверки гипотетического механизма обучения по ассоциации пресинаптической активации и надпорогового возбуждения постсинаптического нейрона (см. рис. 23, В). Наиболее отчетливое и длительное усиление моносинаптических ВПСП и импульсной реакции нейрона (моторной коры кошки) были получены в опытах, где в качестве условного стимула использовалось раздражение пирамидного тракта, а безусловным стимулом служило внутриклеточное возбуждение этих же нейронов или их антидромная стимуляция. Опыты показали, что в значительной части нейронов (до 40%) наблюдается отчетливое возрастание амплитуды ВПСП и сильное (в 10 раз) увеличение импульсного разряда клетки на условный стимул. Поскольку процедура псевдообусловливания (т. е.
211
предъявление условных и безусловных стимулов в случайном порядке) оказалась неэффективной, полученные пластические перестройки рассматривают как аналогичные условнорефлекторным. Важно отметить, что сочетание условных стимулов с подпороговой (антидромной) активацией нейронов не приводило к выработке условного рефлекса. Из этих работ следует, что возрастание синаптической проводимости оказывает непосредственное воздействие на мембранные процессы нейрона (в форме изменения сопротивления и деполяризационного сдвига мембранного потенциала). Таким образом, эти данные указывают, что основной механизм условного рефлекса составляет процесс усиления эффективности синаптических связей при участии мембранных процессов нейрона.

Первые клеточные аналоги условного рефлекса были исследованы с помощью внутриклеточной регистрации на препарате морского моллюска аплизии [20]. При сочетании стимуляции двух периферических нервов было обнаружено существенное увеличение амплитуды ВПСП на ранее неэффективный условный стимул. Такой эффект синаптической модификации связан с механизмом гетеросинаптической фасилитации (облегчения). Последующими многочисленными исследованиями внутриклеточных механизмов различных форм пластических перестроек (привыкания, сенситизации, условных рефлексов) было показано, что ассоциация условных и безусловных стимулов происходит между сенсорными нейронами и нейронами, запускающими реализацию поведенческой реакции. Подкрепляемое действие условного стимула проявляется в эффекте усиления или облегчения ВПСП, регистрируемого в соответствующем командном нейроне (рис. 24). Модификация синапсов сенсорных нейронов, «подключающихся» в процедуре ассоциирования к командным или моторным
212

Рис. 24. **Схема развития пресинаптического ассоциативного обучения в дуге пассивно-оборонительного поведения**

(по *Т.Н.Греченко, Е.Н. Соколову, 1987). УС* — условный стимул, *БС* — безусловный стимул, *Р* — рецепторы, *СН* — сенсорные нейроны, *НМ* — модулирующий нейрон, *КН* — командный нейрон, *МН* —- мотонейроны, *р* — рефлекс; черный кружок — пластичный синапс, светлый — непластичный
синапс



213

нейронам, осуществляется под воздействием нейромодулятора, выделяемого гуморально или синаптически. Найдены серотонинэргические нейроны, стимуляция которых вызывает возрастание ВПСП в командных (моторных) нейронах, реализующих рефлекс. Эти нейроны, облегчающие синаптический ответ на условный стимул, часто называют «подкрепляющими», или модулирующими. Таким образом, предполагается, что условный стимул вызывает ВПСП, а безусловный стимул через нейрон-модулятор влияет на эффективность условного синаптического входа. Ассоциативная специфичность обусловливается тем, что нейромодуляция избирательно усиливает пресинаптические механизмы функционально-активных клеток-мишеней (см. рис. 24).

Большинство исследователей пришли к выводу, что в основе гетеросинаптического облегчения (фасилитации) и поведенческой сенситизации (усиление рефлекса) лежит сложная цепочка механизмов: 1. Возбуждение нейронов-модуляторов приводит к фасилитации синаптических соединений сенсорных нейронов с нейронами, управляющими рефлексом. 2. Выделение нейромодулятора, нейропептида, активирующего (через аденилатциклазу) синтез вторичного передатчика (цАМФ) в этих синапсах, приводит к снижению калиевой проводимости и вызывает увеличение длительности потенциалов действия (ПД). Расширение ПД обнаруживают только сенсорные нейроны, подверженные ассоциированию; оно наступает через 5-15 мин после обучения и длится около 2 ч. 3. Увеличение длительности ПД приводит к долговременному возрастанию входящих токов кальция и соответственно к повышенному высвобождению медиатора.

Таким образом, участие синаптических соединений в качестве локусов пластичности и субстрата памяти широко признано, но вместе с тем процесс обучения связан не только с синаптическими, но и с *мембранными* и *цитоплазматическими изменениями постсинаптических нейронов* [3; 7; 16; 35].

Убедительным фактом участия постсинаптического нейрона в ассоциативном «замыкании» служат эксперименты на полностью изолированном нейроне. Эксперименты по исследованию свойств мембраны изолированного нейрона были проведены многими авторами. Наиболее подробно исследования пластичности полностью изолированной сомы нейрона (моллюска) были проведены с помощью внутриклеточной стимуляции и «искусственных» синапсов [10]. Опыты показали, что разные локусы соматической мембраны обладают гетерогенной чувствительностью к

214

медиатору. На соме одного и того же нейрона существуют локусы, имеющие стабильный ответ, угасающий и неугасающий, фасилитирующий. Хемочувствительность различных точек мембраны независима. Внутриклеточная деполяризация сомы вызывает генерацию пейсмекерных потенциалов, которые, достигнув порога, приводят к возникновению ПД. Используя многократное применение внутриклеточных импульсов тока, были исследованы эндогенные механизмы

угасания (« привыкания») и усиления («фасилитации») пейсмекерной активности. Пластичность эндогенных пейсмекерных потенциалов особенно ярко выражена в кальциевых каналах [10; 35].

На изолированной соме нейрона Т.К. Греченко и Е.Н. Соколову [10] удалось выполнить эксперименты по выработке неассоциативных и ассоциативных форм обучения, где использовались различные варианты ассоциирования стимулов. Например, в качестве условного подпорогового стимула использовалась микроаппликация медиатора (ацетилхолина или серотонина), в качестве безусловного стимула (эффективного относительно генерации потенциала действия) служил внутриклеточный деполяризационный импульс тока. Кроме того, использовались сочетания двух «искусственных» синапсов (например, две микропипетки с ацетилхолином) и другие варианты. В этих опытах продемонстрирована возможность выработки условной связи на ранее подпороговый стимул. Время сохранения модифицированной амплитуды ответа на условный стимул после сочетания с подкреплением различно для разных нейронов и достигает 5-40 мин и более. После достижения максимального уровня активности следовой эффект сохраняется в стабильном состоянии (в ряде случаев более 1 ч), затем неподкрепляемый условный ответ постепенно угасает [10; 35]. В работах по исследованию пластичности

215

изолированной сомы нейрона исследователями подчеркиваются значительные совпадения полученных экспериментальных данных с «системной» феноменологией. Из этого следует, что, анализируя механизмы пластичности в нервной системе, необходимо учитывать не только процессы синаптической модификации, но и механизмы постсинаптической локализации следа памяти.

Поиску специфических веществ, ответственных за хранение информации о том или ином событии, посвящены многочисленные эксперименты. В настоящее время все *этапы формирования, удержания и воспроизведения энграммы* рассматривают от процессов синтеза и выброса нейромедиаторов до изменения метаболизма нуклеиновых кислот и белков. Эти этапы можно представить в форме последовательных биохимических процессов в нейроне: от изменения проницаемости наружных мембран, внутриклеточной концентрации ионов кальция, активации соответствующих ферментов (протеинкиназ) и фосфорилирования белков до усиления экспрессии (активации) генома нервных клеток. Возникающая активация генетического аппарата нейрона приводит к усилению синтеза информационных РНК и белков, часть которых, особенно специфических белков, транспортируется к определенным участкам соматической мембраны и обусловливает устойчивые изменения ее свойств. Указанные процессы в конечном итоге повышают возбудимость нейронов, облегчая узнавание нейронов и установление прочной функциональной связи между ними в ансамбле, в котором хранится след памяти.

В понимании природы энграммы исторически сложились *две основные группы гипотез,* составляющие, по мнению Р.И. Кругликова, две главные идейно-теоретические платформы для проводимых в настоящее

216

время исследований. Одна группа гипотез исходит из представления о кодировании индивидуального опыта в различных химических субстратах мозга — нуклеиновых кислотах, белках, особых пептидах. Другая группа гипотез исходит из представления о пластичной реорганизации межнейронных связей и формирования устойчивых многонейронных систем, представляющих собой структурный след памяти — энграмму.

Источником гипотез, основывающихся на допущении возможности кодирования информации в различных химических субстратах мозга, послужила широко известная с 60-х гг. гипотеза X. Хидена о кодировании приобретаемого навыка в последовательности нуклеотидов РНК нейронов с последующим синтезом на этой «обученной» РНК «запоминающих» белков. Первые эксперименты по биохимии памяти были проведены в конце 50-х гг. Е.М. Крепсом и X. Хиденом, показавшими (независимо друг от друга) достоверные *изменения рибонуклеиновой кислоты (РНК) в мозге обучающихся* животных. Сериями последующих работ различных авторов было установлено, что между силой условнорефлекторного возбуждения и концентрацией РНК в коре и ряде подкорковых образований существует четкая связь. Введение рибонуклеазы (РНКазы) внутрибрюшинно, интрацеребрально или на поверхность мозга (крыс и кроликов) вызывало исчезновение ранее выработанных условных рефлексов и затрудняло обучение новым навыкам. Тем самым было показано, что РНК играет важную роль в механизмах формирования и сохранения временной связи.

Позднее, в 70-е гг. исследователи пришли к выводу, что в консолидации энграммы *участвует*

белковая структура — ДНК, а РНК необходима для передачи специфического информационного кода. Эти
217
выводы основывались на многочисленных опытах с применением блокаторов синтеза белков и РНК: рибонуклеазы, пуромицина и циклогексемида (ингибиторов трансляции), а также актиномицина Д (ингибитора транскрипции ДНК и РНК). Применение этих веществ в различные периоды после начала обучения предотвращает консолидацию следа памяти, формирование долгосрочного хранения энграммы. Уже тогда было показано, что процесс фиксации энграммы сопровождается увеличением синтеза РНК и белков и что при этом необходим нормальный уровень нейропередатчиков (в частности, ацетилхолина и катехоламина). Лишь в последние годы установлено, что существенное значение имеют моноаминэргические системы, а взаимодействие различных нейромедиаторных систем следует рассматривать как основу для формирования ассоциативной деятельности мозга.

Важным этапом в изучении химической природы памяти были экспериментальные попытки *«транспорта памяти»* от одних животных другим, когда путем инъекции мозговых экстрактов от животных-доноров, обученных несложному навыку, было получено облегчение обучения той же задаче животных реципиентов.

Наибольший резонанс в дискуссии о природе памяти получила в 70-е гг. гипотеза Г.Унгара, основанная на фактах накопления в мозге *особого пептида,* кодирующего страх темноты и способного транспортировать этот страх от животных обученных-доноров к необученным реципиентам. Этот пептид — скотофобин (от греч. «боязнь темноты») был синтезирован и использовался в различных лабораториях для проверки способности переноса химическим путем определенной информации. Было установлено, что скотофобин действительно вызывает стрессовую реакцию у животных, когда они находятся в темноте. Подобным
218
же образом в лаборатории Г.Унгара вырабатывали у крыс привыкание к звуку электрического звонка, а затем экстрагировали и очистили активное вещество, которое было названо амелитином (от греч. «безразличный»).

При выработке у крыс рефлекса избегания темноты количество скотофобина возрастает в первые 6 дней обучения, затем количество его постепенно снижается и через 15 дней обнаружить его в мозге не удается. Синтетический скотофобин появляется в мозге через 15 мин после внутрибрюшинной инъекции, в течение 2-3 ч количество его возрастает и затем постепенно снижается. Через 48 ч его уже обнаружить не удается, хотя поведенческий эффект именно в этот момент достигает пика. Предполагается, что этот нейропептид связывается с каким-нибудь элементом в синаптических межнейронных связях и не может быть выявлен используемыми методами.

Основываясь на результатах экспериментов по «переносу навыка» и идее Р. Сперри о хемоспецифичности нейронов, Г. Унгар сформулировал привлекательную гипотезу. В этой гипотезе *Г. Унгар допускает,* что нейроны, обладая химическими метками, по которым они узнают друг друга в период эмбриогенеза, образуют многонейронные цепи (протоцепи). Эти протоцепи обладают способностью к пластическим перестройкам, в результате которых возникают новые нейронные цепи (метацепи), в которых записывается новая информация. Допускается, что заученное поведение, а следовательно, память, записывается в молекулярном коде. Субстратом такого кода являются пептиды, возникающие в мозге при обучении. Одновременная активация нейронов метацепи при обучении приводит, по Г. Унгару, к усилению синтеза в этих нейронах генетических меток и их переносу в специализированные нейроны, в которых содержатся специализированные
219
ферменты — транспептидазы, синтезирующие из отдельных поступивших меток новый пептид. Этот новый пептид несет в себе код нового навыка и, внедряясь в активированные синаптические мембраны, приводит к формированию новых цепей нейронов (метацепей). В мозге животных-реципиентов образование таких метацепей составляет основу состояния обученности, возникающего без процедуры обучения — путем транспорта памяти.

Исследователи, следующие по пути поиска непосредственного химического кода приобретаемого навыка, предполагают, что в мозге может содержаться достаточное количество пептидов, чтобы обеспечить всю информацию, накапливаемую в течение жизни и оцениваемую в 10^{15} битов, поскольку, если пептиды имеют 15 аминокислотных остатков, как скотофобин, то может

существовать 20^{15} пентадекапептидных цепочек, что значительно больше требуемого количества.
Положительные результаты опытов по «транспорту памяти» при помощи мозговых экстрактов одними исследователями интерпретировались как свидетельство о специфичности переноса навыка, как признание существования специфического (содержательного) химического кода определенного навыка, другими исследователями рассматривается как следствие общего облегчения консолидации следов памяти, как процесс переноса каких-то неспецифических субстратов обучения (возможно, пептидной природы), оказывающих модулирующее (регулирующее) влияние на эффективность синаптической передачи, способных модифицировать процесс обучения и памяти.
Большинство ученых считают, что гипотезы молекулярного кодирования индивидуального опыта не имеют прямых фактических доказательств. И хотя установлен факт существенной роли нуклеиновых кислот и белков в механизмах научения и памяти,
220
однако в экспериментах, как правило, наблюдалось либо изменение белкового синтеза при обучении, либо существенное влияние ингибирования синтеза белков в нейронах на процесс формирования и закрепления следа памяти. Предполагается, что принимающие участие в формировании новой ассоциативной связи РНК и белки специфичны лишь по отношению к функциональному изменению задействованных синапсов и неспецифичны относительно самой информации.
В последние годы все большее внимание привлекает другая группа гипотез. По мнению авторов этих гипотез и их многочисленных сторонников, *энграмму* следует рассматривать *как многонейронную систему,* в которой хранение информации осуществляется за счет временных и пространственных межнейронных связей со стабильно повышенной эффективностью синаптической передачи. В основе стабильного повышения эффективности синаптической передачи, т. е. поддержания памятного следа выше «порога считывания», лежат изменения хемореактивных свойств церебральных нейронов, вовлекаемых в формирование энграммы, — структурный след памяти. При этом в интегративной деятельности нейрона сохраняется информационная значимость приходящих к нервной клетке гетерогенных возбуждений. В дифференцировке функционально различных синаптических связей участвует генетически закрепленный метаболизм нейрона, специфически развертывающийся по отношению к разным синапсам. В связи с этим со всей очевидностью выступает актуальность исследований роли молекулярно-генетического аппарата в специфической деятельности нейрона. *Идея о внутринейрональном преобразовании синаптических возбуждений* оказала плодотворное влияние на изучение молекулярных механизмов интегративной деятельности
221
нейрона, механизмов метаболических процессов, обеспечивающих прием и внутриклеточное опосредование приходящей синаптической и нейрогуморальной информации. Для развития этих идей чрезвычайно важным оказалось открытие нескольких уровней регуляции синаптических связей между нейронами: участие вторичных посредников, фосфорилирование рецепторных белков и транссинаптическая индукция энзимов (ферментов), связанная с избирательной экспрессией генов нейрона.
Известно, что до недавнего времени процесс синаптической передачи представлялся в виде следующей цепи событий. Пришедший к пресинаптическому окончанию потенциал действия (ПД) вызывает активацию потенциалзависимой Ca^{2+}-проводимости. Ионы кальция через активацию специальных сократительных белков обеспечивают приближение синаптических везикул к мембране пресинаптического окончания и высвобождение нейромедиатора. Это Ca^{2+}-зависимое высвобождение нейромедиатора происходит дискретными порциями, или квантами. Нейропередатчик, достигший посредством диффузии постсинаптической мембраны, специфически активирует ее ионную проводимость. Эта проводимость не зависит от мембранного потенциала нейрона.
Инактивация нейропередатчика в синаптической щели осуществляется либо посредством его обратного захвата в пресинаптическое окончание, либо ферментативным разрушением. По этой схеме амплитуда постсинаптического потенциала зависит от количества высвобождаемого нейромедиатора и состояния медиаторных рецепторов (рецепторных белков) постсинаптической мембраны. Еще Ч. Шеррингтоном в 1906 г. было введено понятие нейронной интеграции, представляющее собой алгебраическую сумму конвергирующих к нейрону возбуждающих и тормозных

222
влияний. Эта сумма обеспечивается за счет таких пассивных свойств мембраны, как ее сопротивление, емкость, постоянная времени и постоянная длины [20].
Однако в целом ряде случаев взаимодействие двух постсинаптических потенциалов (вызванных активацией разных синаптических входов) не сводится к суммации, основанной на пассивных свойствах мембраны нейрона, а опосредуется специальными вторичными посредниками типа циклических нуклеотидов (такими, как цАМФ-аденозинмонофосфат, цГМФ-гуанозинмонофосфат).
К началу 70-х гг. появляются фактические данные о *наличии* в дополнение к классическим медиаторным эффектам *механизмов, направленно регулирующих процессы межнейронных связей.*
Понятие нейромодуляции возникло из необходимости описать функциональное действие нейромедиаторных веществ, которые трудно интерпретировать с точки зрения классических представлений о синаптической передаче. В частности, появились такие данные, как сосуществование и совместное высвобождение двух медиаторов из окончания одного и того же нейрона или же данные о внесинаптическом высвобождении нейромедиаторов. Последние исследования выявили большое число сочетаний обычных классических медиаторов с пептидными нейромедиаторами в различных по локализации и по характеру окончаниях. Например, ацетилхолин с вазоинтестинальным пептидом и энкефалином, норадреналин с пептидом У и опиатными пептидами, серотонин с веществом Р, дофамин с энкефалином и др. Все больше появляется примеров сосуществования в одной терминали разных пептидов [3].
Нейромодулятор может изменять эффективность межнейронных связей, действуя либо на освобождение нейромедиатора *(пресинаптическая модуляция),*
223
либо на постсинаптические эффекты нейромедиатора или на электрогенез постсинаптического нейрона *(постсинаптическая модуляция).* Нейромодуляторную функцию, помимо нейропептида, могут выполнять нейрогормоны и их фрагменты, а также и нейромедиаторы-спутники. Их пре- и постсинаптический модулирующий, эффект, как правило, опосредуется вторичными внутриклеточными посредниками. Например, описано длительное модулирующее действие одного синаптического входа на другой. Изолированная стимуляция дофаминэргического входа вызывала медленный тормозный постсинаптический потенциал (ТПСП) длительностью несколько минут, а при сочетании его стимуляции со стимуляцией холинэргического синаптического входа наблюдается потенциация дофаминэргического синаптического входа в виде возбуждающего постсинаптического потенциала (ВПСП), длящегося в течение несколько часов. Таким образом, нейромодуляторы в дополнение к классическим нейропередатчикам обеспечивают новый способ межнейронных коммуникаций, часто выступая в качестве стимуляторов обучения.
Установлено, что с выбросом из терминали медиатора (обычного классического типа) часто выделяются и сопутствующие ему нейропептиды. *Нейропептид-спутник* взаимодействует со специализированными рецепторами пре- и постсинаптических мембран (избирательно). Существуют факты об участии нейропептидов в обратной (пресинаптической) регуляции выброса основного медиатора, а что касается его действия на постсинаптические мембраны, то, во-первых, есть данные об увеличении выброса пептида-спутника именно при повышенной частоте импульсации, а во-вторых, показано, что пептид-спутник может значительно повышать сродство рецепторов постсинаптической мембраны к основному нейромедиатору, тем
224
самым нейропептид, достигая клеток-мишеней, выступает как стимулятор обучаемости и консолидации, как модулятор, удерживающий повышенную активность определенного ансамбля нейронов. В какой-то мере эти новые данные подтверждают идею Г. Унгара о роли мозговых пептидов.
Концепция пресинаптической регуляции была впервые разработана для норадренергичёских синапсов периферической нервной системы позвоночных. Прежде всего в пресинаптических терминалях были обнаружены рецепторы к собственному медиатору, что обеспечивает поддержание концентрации медиатора в синаптической щели в определенных пределах, создает условия оптимального функционирования (механизм пресинаптической ауторегуляции). Например, обнаружено, что ß-адренорецепторы активируются низкими концентрациями норадреналина и вызывают усиление высвобождения нейромедиатора. При достижении более высоких концентраций норадреналина в синаптической щели α-адренорецепторами включается механизм, который ингибирует дальнейший выброс медиатора; Таким образом, норадреналин,

активируя в зависимости от концентрации ß- или α-адренорецепторы, поддерживает свой стационарный уровень в синаптической щели в определенных физиологических пределах. Можно отметить, что механизм положительной обратной связи в модулирующихся синапсах обусловлен вторичными посредниками (увеличением концентрации ионов кальция и цАМФ в пресинаптических окончаниях, в синаптосоме) и последующим фосфорилированием мембранных белков, а механизм отрицательной обратной связи обусловлен, как предполагается, уменьшением притока кальция в клетку и, как следствие этого, ингибированием высвобождения нейропередатчика.

225

Предполагается, что проникновение Ca^{2+} в пресинаптическое окончание, вызванное его деполяризацией, является тем триггерным механизмом, который запускает Ca^{2+}-зависимое высвобождение нейромедиатора. В результате поступления кальция в деполяризованное окончание активируется фермент (аденилатциклаза), превращающий АТФ в цАМФ (или гуанилатциклаза превращает ГТФ в цГМФ), циклические нуклеотиды (в частности, цАМФ) в свою очередь активируют протеинкиназу, фосфорилирующую белки синаптических мембран, входящих в структуру ион-селективных Ca^{2+}-каналов. Это приводит к активации кальциевых каналов и еще большему поступлению кальция внутрь окончания и выведению из них ионов калия. Кроме того, цАМФ-зависимые протеинкиназы могут фосфорилировать различные белки синаптического окончания (белки эндоплазматического ретикулума, митохондрий, сократительные белки, а также белки пресинаптической мембраны и синаптических везикул). В результате этих процессов, как предполагается, индуцируется слипание мембран синаптических пузырьков с внутренней поверхностью пресинаптической мембраны и усиливается акт секреции и выброса медиатора.

Однако фосфорилированию могут подвергаться не только ион-селективные Ca^{2+}-каналы, но и K^{+}-каналы. В серии работ Э. Кэндела с соавторами был показан феномен длительного синаптического облегчения (фасилитации), вызванного серотонином, высвобождения нейромедиатора из окончаний сенсорных, нейронов у моллюска. Это означает, что на пресинаптических окончаниях могут быть локализованы рецепторы не только к собственному медиатору, но и к другим медиаторам. Активация таких гетерорецепторов (медиатором-спутником) может приводить к усилению

226

высвобождения основного медиатора, вызванного приходящим к окончанию ПД, т. е. наблюдается усиление эффективности синаптической передачи.

Таким образом, модуляторы (пептидные медиаторы, нейропептиды, нейрогормоны) могут влиять на процесс выброса нейропередатчика в синаптическую щель. В конечном итоге в пресинаптическом звене нейромодуляторы воздействуют на эффективность синаптической передачи через следующие процессы: 1) синтез медиатора; 2) депонирование его в везикулах; 3) сближение везикул с мембраной пресинаптического окончания и собственно выброс медиатора; 4) обратный захват высвободившегося нейромедиатора.

Относительно механизмов постсинаптической модуляции или основных биохимических событий, возникающих при длительном изменении проводимости синапса и участии постсинаптических процессов, нет единой гипотезы. Однако, исходя из современных данных, можно представить следующую последовательность ионных и молекулярных изменений, участвующих в фиксации следа памяти.

Выброс медиатора обычного типа (непептидного), его рецепция, взаимодействие с рецепторным белком постсинаптической мембраны и расщепление — процесс обычно длится менее 0,1 с. Вызванное медиатором *изменение ионных потоков* в постсинаптической мембране, изменение ее потенциала, генерация ПД и восстановление мембранного потенциала — менее 0,1 с. Измененная *концентрация ионов калия* в синаптической щели и вблизи нее при однократном импульсе сохраняется менее 0,1 с, при повторной импульсации может сохраняться в течение секунды и более. Возрастание внеклеточной концентрации ионов калия рядом исследователей рассматривается как фактор, включающий механизм консолидации посредством воздействия на ближайшие глиальные

227

клетки. К перераспределению натрия и калия имеет непосредственное отношение *метаболизм кальция.* При активации нейрона увеличение внутриклеточной концентрации Ca^{2+}происходит за счет увеличения как пассивной, так и активной проницаемости Ca^{2+}-каналов наружной клеточной мембраны. Изменение внутриклеточной концентрации ионов кальция в области

постсинаптической мембраны за счет входящего кальциевого тока включает разные реакции. Эффекты ионов Ca^{2+} реализуются либо путем их непосредственного связывания с белками-мишенями, либо через посредство фосфорилирования мембранных белков специфическими Ca^{2+}-завискмыми протеинкиназами. Предполагается, что кальций активирует *специфическую протеинкиназу,* которая активирует рецепторный белок, т. е. неактивные до этого медиаторные рецепторы постсинаптической мембраны активируются и эффективность синаптической мембраны возрастает. Здесь можно отметить, что Ca^{2+}-зависимые протеинкиназы фосфорилируют ряд ферментов и клеточных белков (мембраны и цитоплазмы), которые влияют на состояние проводимости мембраны нейрона (процесс развертывается в пределах 10-20 м после импульсации) (рис. 25).

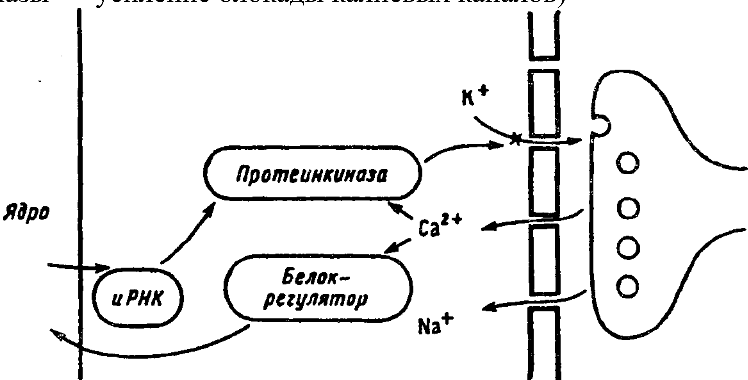
Существует предположение, что *процесс электрогенеза,* т. е. генерация импульса нейроном тоже запускает цикл биохимических процессов, опосредованных вторичными посредниками. Сюда включены индукция синтеза циклических нуклеотидов (цАМФ) и возрастание концентрации ионов кальция, активация ими ферментов — протеинкиназ, которые и осуществляют фосфорилирование белков.

Однако, как отмечает И.П. Ашмарин [3], в действии активированных протеинкиназ важно различать два эффекта. С одной стороны, протекает фосфорилирование белков и липидов мембраны клетки. С другой

228

***Рис. 25.* Схема развития посттетанической потенциации (по Т.Н. Греченко, Е.Н. Соколову, 1987).**

Два контура управления: краткосрочный (медиатор—>Ca^{2+} — протеинки-наза—>инактивация калиевого канала) и долгосрочный (медиатор—>Ca^{2+}—>белок-регулятор—>ядро—>иРНК—>синтез протеинкиназы—>усиление блокады калиевых каналов)



стороны, следует выделить процесс фосфорилирования гистонов и других регуляторных белков хроматина, т. е. белков — регуляторов активности генома нейрона. Этот процесс завершается синтезом ряда нейроспецифических белков.

Процессы, обусловливающие *изменение состояния мембраны* нейрона, развертываются в пределах 10-20 м после импульсации. В этом эффекте участвуют описанные процессы, вызванные действием обычного нейромедиатора, а также возможно участие и нейропептидов-спутников, воздействие которых состоит в относительно кратковременном (опосредованном «вторичными посредниками», а возможно, и прямом) действии на сродство рецепторов постсинаптической мембраны. Число активных рецепторов возрастает и возникает состояние повышенной проводимости синапса, удерживающееся 3-6 суток. Эффективность синапса может быть связана с длительным изменением

229

мембранного потенциала постсинаптического нейрона. Например, нейрогормон АГТГ приводит к фосфорилированию ряда мембранных белков (особенно В-50) и обусловливает длительное уменьшение отрицательного заряда нейрона, тем самым определяется состояние его повышенной возбудимости.

Феномен синтеза нейроспецифических белков индуцируется процессом фосфорилирования регуляторных ядерных белков (белков хроматина). Установлено, что фосфорилирование гистонов, представленных в хроматине вместе с ДНК, осуществляется при участии опять-таки цАМФ-зависимых протеинкиназ. Это означает, что участие генетического аппарата в регуляции формирования следа памяти обеспечивается механизмами, в основе которых лежит принцип

обратной связи: нейромедиатор (через вторичные посредники) принимает участие в активации генетического аппарата, а синтез нейроспецифических белков, часть которых участвует в ферментативной регуляции медиаторных рецепторов, индуцируется генетическим аппаратом. Иными словами, образование и устранение нейромедиатора регулируются ферментами, а синтез и регуляция ферментов осуществляются активацией генов, т.е. транссинаптической индукцией энзимов (ферментов), связанной с избирательной экспрессией генов.
Участие нейроспецифических белков в формировании следов памяти доказывается усилением их новообразования в процессе обучения и регистрации расстройства памяти при блокаде их синтеза. Усиление синтеза белков доказывается увеличением внедрения в них метки после предварительного введения меченых аминокислот. Феномен синтеза нейроспецифических белков проявляется в пределах часа после обучения и достигает максимума на 3-й и 6-й ч[3].
230
Начало исследования нейроспецифических белков мозга было положено в 1965 г. Б.Муром, который выделил и идентифицировал первый из них — белок S-100. К настоящему времени обнаружено свыше трех десятков мозгоспецифических белков, однако вследствие методических сложностей не все они выделены в очищенном виде. Имеются сведения их структурно-таксономического распределения. Так, белок S-100 содержится в мембранах, цитоплазме и ядрах клеток, белок ДНК-110 связан с рибосомами нейронов, ряд белков определяются в синаптических образованиях, а белки 14-3-2 и GP-350 нейрональны по происхождению и локализации. Кроме того, выделена группа белков исключительно глиальных элементов, в частности GFAP, 10B, NS-1, NS-2.
Общепризнанным является представление об исключительной роли мозгоспецифических белков в пластических модификациях, обеспечивающих фиксацию энграммы. Тем не менее убедительные данные об участии в функциях обучения и памяти получены лишь для двух нейроспецифических белков — S-100 и 14-3-2 (или гликопротеина). Об этом свидетельствуют данные о влиянии белка S-100 на фосфорилирование других белков в ядрах нейронов и об усилении синтеза РНК и белков в глиальных клетках. Было показано, что при переучивании крыс в гиппокампе усиливается новообразование именно этого белка. Отмечается, что нарастание синтеза белка S-100 в гиппокампе сопровождается параллельно увеличением концентрации ионов кальция. Интрацеребральное введение крысам антисыворотки к белку S-100 резко нарушает способность крыс к переучиванию. Позднее было обнаружено, что процесс обучения сопровождается новообразованием еще одного специфического белка — гликопротеина, при этом содержание одной из фракций гликопротеина увеличивалось более чем
231
в 4 раза. У золотых рыбок процесс переучивания плавать по-новому (со специальным плавником) сопровождается усилением синтеза двух нейроспецифических гликопротеинов (эпендимов α и β). Интрацеребральная инъекция антиэпендиминовой иммунной сыворотки блокирует консолидацию памяти в этой задаче вестибуломоторного обучения.
Процесс обучения и сохранение выработанных навыков значительно нарушаются под действием ингибиторов синтеза РНК и белков (актиномицина Д, пуромицина, циклогексимида, анизомицина и др.). Путем торможения синтеза нейроспецифических белков был обнаружен холинорецепторный белок. Блокада синтеза рецепторного белка приводит к нарушению фиксации энграммы. Ряд литературных данных позволяет предполагать, что роль нейроспецифических белков, в частности белка S-100, в механизмах обучения заключается в обеспечении функциональной специфичности разных синаптических входов нейрона. Например, в экспериментах на простой модели обучения — привыкания к сенсорным раздражениям [20; 35] обнаружено, что антитела к белку S-100 значительно ускоряют снижение выраженных ответов в командных нейронах оборонительного рефлекса моллюска на повторные тактильные раздражения. Используя стимуляцию биологически неравнозначных участков тела моллюска, т.е. задействуя разные синаптические входы командного нейрона, было обнаружено, что белки S-100 и гамма-глобулины к ним различно влияют на эффективность синаптической передачи в разных входах нейрона. Позднее, в 1984 г. на полимодальных сенсорных входах к командным нейронам моллюска Е.Н. Соколовым и А.Г. Тер-Маргарян был получен эффект превращения «привыкающего» синапса в «непривыкающий». Блокада белкового синтеза анизомицином (в течение 8 ч и более)
232
привела к «выключению» механизма синаптической пластичности. Торможение белкового

синтеза привело к нарушению ферментативных реакций, способствующих пластическим перестройкам в синапсах. Таким образом, существуют основания считать, что продолжительное удержание следов памяти может обусловливаться синтезом нейроспецифических белков, участвующих в транссинаптической индукции ферментов, связанных с активацией (экспрессией) генов нейрона.

К отличительным *особенностям генома нервных клеток* относится их исключительно высокий по сравнению с другими тканями уровень функционально активных (транскрибируемых) уникальных последовательностей ДНК. Характерным для нервных клеток является прогрессирующее увеличение в них (в течение индивидуальной жизни) числа открытых для синтеза уникальных кодонов ДНК, чего не происходит в тканях других органов. В частности, у эмбриона человека в возрасте 22 недель число гибридных молекул ДНК/РНК, т. е. общее число генов, активных в нервной клетке, составляет 8,2%, а у взрослого человека эта величина достигает 24,6%, а в некоторых зонах мозга — 38%, тогда как в мышцах с возрастом она не меняется.

В онто- и филогенезе прогрессивно увеличивается в нервной ткани число уникальных кодонов ДНК, открытых для синтеза РНК и белков. Существуют доказательства, что транскрибируемость ДНК (а также ее синтез) в нейронах увеличивается как при обучении животных, так и при содержании их в условиях информационно обогащенной среды.

Согласно данным последних лет, объем гибридизации ДНК/РНК в таких отделах мозга, как кора, ретикулярная формация, продолговатый и средний мозг, четверохолмие, значительно различается, коррелируя

233

с мощностью интегративных функций, приписываемых каждой из них. Характерно, что РНК, выделенная из лобной области коры, резко отличается по способности к гибридизации, значительно превосходя по этому показателю все вышеуказанные структуры.

Изучение метилирования ДНК различных нейронов, коррелирующего с их способностью к транскрипции (считыванию), выявило значительно более высокий уровень модификации в неокортексе. Примечательно, что ДНК неокортекса, особенно его гностических зон, у олигофренов существенно менее метилирована по сравнению с ДНК новорожденного ребенка, имеющего нормальную нервную систему.

В настоящее время накоплено немало фактов по интенсификации фракций РНК, часть которых отличается по составу от средних характеристик РНК контрольных нейронов. Однако сейчас принято считать, что «новосинтезируемая» РНК специфична для обучения вообще, а не для каждого вида стимуляции. Это можно продемонстрировать довольно известными экспериментами Э. Кэндела с соавторами по гибридизации РНК/ ДНК. Гибридизация РНК/ДНК проводилась путем использования немеченых препаратов ДНК и РНК из очищенных гонад моллюска и меченого препарата РНК из идентифицированного нейрона, который активировали синаптически. При сравнений РНК нейронов и гонад, т. е. функционально и структурно разных образований одного и того же животного, общей оказывается 92% РНК. Это означает, что только 8% РНК является специфичной для нервной клетки и только 4% ее вовлекается в процесс активации нейрона. При активации нейрона, когда усиливается процесс транскрипции (считывания), образуется новая РНК, но одновременно может быть использована и уже имеющаяся в клетке «нейрон-специфическая» РНК.

234

Эти данные сейчас объясняют не синтезом РНК, в которой последовательность нуклеотидов не предшествовала ранее в клетке (например, в ДНК), а тем, что синтез определенной РНК (мРНК) отражает включение определенной комбинации экспрессированных участков генома. Иными словами, *обучение объясняется не синтезом РНК, а активацией участков генома,* ответственных за метаболизм нуклеиновых кислот и синтез «белков обучения».

Каким образом осуществляется избирательная активация определенной комбинации генов, отражающей ту или иную информацию, остается пока неясным. Существуют предположения, что нейромедиаторы, а также отдельные нейропептиды и нейрогормоны (типа АГТГ) могут проникать непосредственно внутрь ядра нейрона и включать модификацию белков хроматина и РНК, энзиматическое метилирование и избирательный синтез ДНК.

Из литературных источников известно, что существенное усиление процессов метилирования и синтеза ДНК после обучения достигает максимума к 2-3 ч и нормализуется через несколько суток. Исследователи считают, что метилирование ДНК можно рассматривать как один из эпизодов модификации ДНК, причем такая модификация ДНК может быть пожизненной [3].

По мнению И.П. Ашмарина [3], даже наиболее устойчивые из известных белков организма имеют период полураспада (сутки, месяцы). Следовательно, в процессе фиксации памяти, включения в мембрану нейрона специфических белков, кодирующих новую информацию, должен одновременно запускаться какой-то механизм их обновления по устойчивому коду. Запись информации выступает как феномен включения (или выключения) участков генома, т.е. как усиление и модификация ДНК при обучении, активации

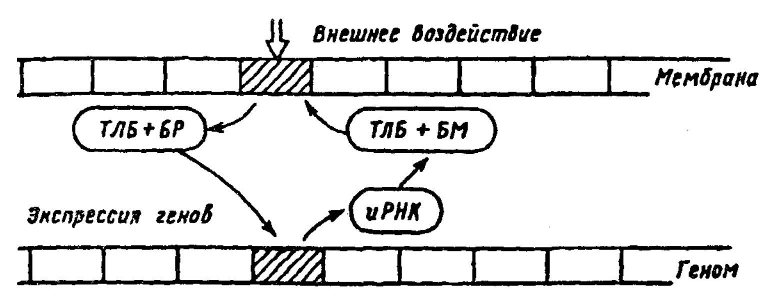
235

и инактивации генов, ответственных за синтез и обновление белков, устойчиво изменяющих проводимость синапсов. *Идея о* возможности *устойчивого включения — выключения* (экспрессии-депрессии) *генов,* модификации ДНК метилированием-деметилированием была высказана Жакобом и Моно и до сих пор дискутируется.

Относительно механизмов модификации участков генома как феномена, ответственного за синтез и хранение кода «белков обучения», Е.Н. Соколов [38; 39] предлагает модель. *Согласно его гипотетической модели* вся мембрана нейрона функционально проецируется на геном (рис. 26). Каждому локусу мембраны, содержащему специфический рецепторный белок, на геноме соответствует определенный участок экс премированных или депрессированных генов. Воздействие медиатора или его спутника будет избирательно усиливать реактивность соответствующих ему рецепторных белков мембраны. Таким образом, каждый активированный участок мембраны выступает в форме «меченого белка». Белок-«метка» обладает специфической транслокационной группой и

Рис. 26.* Гипотетическая схема отражения мембраны на геноме нейрона *(по Т.Н. Греченко, Е.Н. Соколову, 1987).

ТЛБ — транслокационный белок, БР — белок-регулятор, БМ — белок-модулятор, иРНК — информационная рибонуклеиновая кислота



236

транспортируется к определенным участкам генома, вызывая избирательную экспрессию генов. В результате экспрессии определенных генов и при участии информационных молекул РНК происходит их транскрипция. Синтезируемый энзим (белок-модулятор) транспортируется белком к тому участку мембраны клетки, который был закодирован «маркерным» белком.

Эта схема предполагает, что *экспрессия генов,* вызванная однократно, затем длительно удерживается, обеспечивая поддержание уровня синтеза белков, регулирующих работу рецепторов, задействованных нейромедиатором активного синапса (см. рис. 26). По этой схеме переход от привыкания к выработке следа памяти происходит по пре- и постсинаптическому механизму (см. рис. 24). В случае выработки нового навыка, условного рефлекса должна начать действовать другая комбинация синапсов и нейромедиаторов. Действует другой белок-модулятор, который переводит соответствующий рецепторный белок в реактивное состояние, и он может длительно присоединять к себе специфический медиатор (см. рис. 25). На пресинаптическом уровне кальций, активируя протеинкиназу, запирает калиевые каналы и тем самым усиливает вход кальция и выброс нейромедиатора в синаптическую щель. На постсинаптическом уровне к активации натриевых каналов присоединяется вход кальция, включение протеинкиназы и выключение калиевых каналов, что повышает возбудимость нейрона. При участии генома нейрона усиливается синтез белков-модуляторов, влияющих на эффективность протеинкиназ, регулирующих закрытие калиевых каналов [10].

Таким образом, *в основе кратковременной и долговременной памяти лежат пластические процессы в синаптическом аппарате и в самой соме нейрона.*

237

Под пластичностью подразумевается длительное изменение свойств нейрона, влияющих на передачу сигнала. В основе мембранных процессов постсинаптической пластичности лежит

изменение чувствительности и количества рецепторного белка. Изменение чувствительности рецепторного белка происходит под действием нейромедиатора, который переводит белок из неактивной формы в активную. Длительное сохранение таких изменений приводит к тому, что следующая порция медиатора окажет более сильное (или слабое) воздействие на проводимость постсинаптической мембраны нейрона, его возбудимость и дальнейшие биохимические преобразования в самой соме нейрона. Таким образом, *процессы кратковременной памяти,* ее временные последовательности динамично задействованных нервных элементов преобразуются в структурно-пространственную матрицу. Поэтому *долговременная память* сама по себе, вне момента ее образования и извлечения, представляется не процессом, а структурой (с многоуровневым пространственным распределением). В этом причина ее устойчивости к многочисленным внешним воздействиям, и в этом ее существенное отличие от сенсорной и кратковременной форм памяти, которые, по сути, являются процессами.

Глава VIII. СТРУКТУРА ПОВЕДЕНЧЕСКОГО АКТА

§ 1. Функциональная система

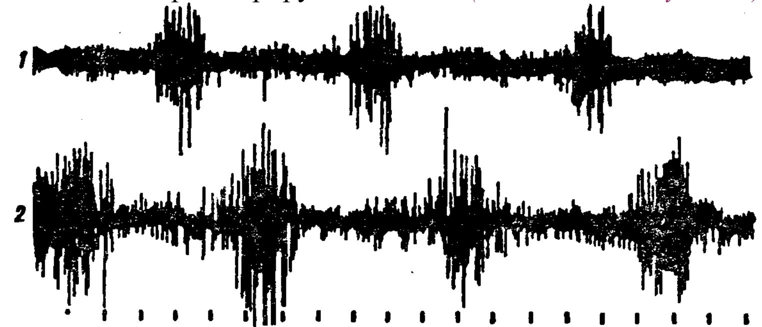
На сегодняшний день наиболее совершенная модель структуры поведения изложена в концепции функциональной системы П.К. Анохина. Изучая физиологическую структуру поведенческого акта, П.К. Анохин пришел к выводу о необходимости различать частные механизмы интеграции от самой интеграции, когда эти частные механизмы вступают между собой в сложное координированное взаимодействие. Рассматривая акт плавания аксолотля (личинки хвостатого земноводного), он показал, что плавательные волнообразные движения тела возникают за счет интеграции более частных механизмов управления движениями. Волна возбуждения, вызывающая последовательное сокращение мышечных сегментов, многократно пробегает от начала туловища к хвосту вдоль обеих сторон тела. При этом возбуждению мышечного сегмента на одной стороне тела соответствует торможение одноименного сегмента на противоположной стороне. Это легко можно увидеть с помощью вкалывания регистрирующих электродов в мышцы (рис. 27). Такая сложная последовательность мышечных сокращений достигается, с одной стороны, за счет ритмичности в подаче нервных импульсов, а с другой стороны, за счет их скоординированности, обеспечивающей шахматный порядок поступления залпов импульсов на мышцы противоположных сторон тела и, следовательно, реципрокный характер их сокращения. Последовательные перерезки среднего

239

***Рас. 27.* Электромиограмма при движении аксолотля от двух противоположных пунктов туловища в области прикрепления левой *(1)* и правой *(2)* конечностей.**



Видны реципрокные отношения регистрируемых мышц *(по П.К. Анохину, 1968)*



мозга в направлении к спинному показали, что за эти два механизма, необходимые для осуществления плавательных движений, ответственны разные структуры мозга. Так, координация движений обеих сторон тела (т. е. интеграция самого поведенческого акта) разрушается в результате перерезки более высокого уровня спинного мозга, тогда как сама ритмичность движений (частный механизм интеграции) нарушается при поражениях спинного мозга на более низком уровне.

Таким образом, частные механизмы объединяются, интегрируются в систему более высокого порядка, в целостную архитектуру приспособительного, поведенческого акта. Этот принцип интегрирования частных механизмов был им назван принципом «функциональной системы».

«Функциональная система — единица интегративной деятельности целого организма. Она осуществляет избирательное вовлечение и объединение структур и
240
процессов на выполнение какого-либо четко очерченного акта поведения или функции организма» [1, с. 213]. Другими словами, это — динамическая организация, в которой взаимодействие всех составляющих ее частей направлено на получение определенного и полезного для организма в целом приспособительного результата.

Функциональная система имеет разветвленный морфофизиологический аппарат, обеспечивающий за счет присущих ей закономерностей как эффект гомеостаза, так и саморегуляции. Выделяют два типа функциональных систем. Функциональные системы *первого типа* обеспечивают постоянство определенных констант внутренней среды за счет системы саморегуляции, звенья которой не выходят за пределы самого организма. Примером может служить функциональная система поддержания постоянства кровяного давления, температуры тела и т. п. Такая система с помощью разнообразных механизмов автоматически компенсирует возникающие сдвиги во внутренней среде. Функциональные системы *второго типа* используют внешнее звено саморегуляции. Они обеспечивают приспособительный эффект благодаря выходу за пределы организма через связь с внешним миром, через изменения поведения. Именно функциональные системы второго типа лежат в основе различных поведенческих актов, различных типов поведения.

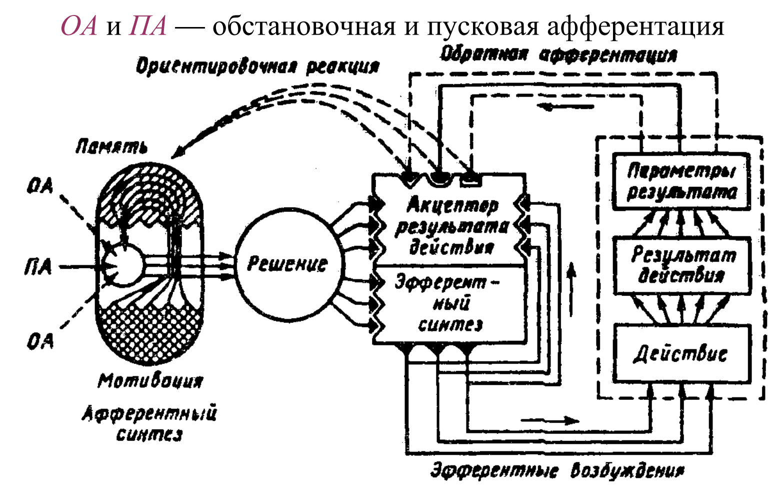
§ 2. Стадии поведенческого акта

Согласно П.К. Анохину, физиологическая архитектура поведенческого акта строится из последовательно сменяющих друг друга следующих стадий: афферентного синтеза, принятия решения, акцептора результатов действия, эфферентного синтеза (или
241
программы действия), формирования самого действия и оценки достигнутого результата (рис. 28).

Поведенческий акт любой степени сложности начинается *со стадии афферентного синтеза.* Дело в том, что возбуждение в центральной нервной системе, вызванное внешним стимулом, действует не изолированно. Оно непременно вступает в тонкое взаимодействие с другими афферентными возбуждениями, имеющими другой функциональный смысл. Головной мозг производит обширный синтез всех тех сигналов внешнего мира, которые поступают в мозг по многочисленным сенсорным каналам. И только в результате синтеза этих афферентных возбуждений создаются условия для осуществления определенного целенаправленного поведения. Какое будет осуществляться поведение, зависит от того, какие процессы разовьются во время стадии афферентного синтеза. Содержание же афферентного синтеза в свою очередь определяется влиянием нескольких факторов:

Рис. 28.* Схема центральной структуры целенаправленного поведенческого акта *(по П.К. Анохину, 1970).

ОА и *ПА* — обстановочная и пусковая афферентация



242
мотивационного возбуждения, памяти, обстановочной афферентации, пусковой афферентации.

Мотивационное возбуждение появляется в центральной нервной системе с возникновением у животного и человека какой-либо потребности. Специфика мотивационного возбуждения

определяется особенностями, типом вызывающей его потребности. Оно — необходимый компонент любого поведения, которое всегда направлено на удовлетворение доминирующей потребности: витальной, социальной или идеальной. Важность мотивационного возбуждения для афферентного синтеза видна уже из того, что условный сигнал теряет способность вызывать ранее выработанное пищедобывательное поведение (например, побежку собаки к определенной кормушке для получения пищи), если животное уже хорошо накормлено и, следовательно, у него отсутствует мотивационное пищевое возбуждение.

Мотивационное возбуждение играет особую роль в формировании афферентнего синтеза. Любая информация, поступающая в центральную нервную систему, соотносится с доминирующим в данный момент мотивационным возбуждением, которое является как бы фильтром, отбирающим нужное и отбрасывающим ненужное для данной мотивационной установки.

Нейрофизиологической основой мотивационного возбуждения является избирательная активация различных нервных структур, создаваемая прежде всего лимбической и ретикулярной системами мозга. На уровне коры мотивационное возбуждение представлено своеобразной и всегда избирательной системой возбуждений.

Хотя мотивационное возбуждение является очень важным компонентом афферентного синтеза, это не единственный его компонент. Внешние стимулы с их разным функциональным смыслом по отношению к

243

данному, конкретному организму также вносят свой вклад в афферентный синтез. Выделяют два класса внешних воздействий с функциями *пусковой афферентации* и *обстановочной афферентации.*

Условные и безусловные раздражители, ключевые стимулы (например, вид ястреба-хищника для птиц, вызывающего поведение бегства) служат толчком к развертыванию определенного поведения или отдельного поведенческого акта. Этим стимулам присуща пусковая функция. Картина возбуждений, создаваемая этими биологически значимыми стимулами в сенсорных системах, и есть пусковая афферентация. Однако способность пусковых стимулов инициировать поведение не является абсолютной. Она зависит от той обстановки, условий, в которых действуют, применяются эти стимулы.

Зависимость получения условнорефлекторного эффекта от обстановки опыта была отмечена уже И.П. Павловым. Обычно подготовка собаки к опытам с условными рефлексами включала выполнение ряда последовательных операций: подготовку и распределение корма по кормушкам, наклейку баллона для регистрации слюноотделения, закрывание двери экспериментальной камеры. И только после этого экспериментатор предъявлял условный (пусковой) раздражитель. Было обнаружено, что если неожиданно внести изменения в подготовку эксперимента, например, пропустить подсыпку сухарного порошка в кормушку, то условный сигнал теряет способность вызывать условнорефлекторное слюноотделение, хотя рефлекс ранее был уже выработан.

Таким образом, возбуждение от условного раздражения действует не изолированно. Оно вступает в синтез с обстановочной афферентацией — возбуждением, поступающим от привычной обстановки, в которой обычно вызывается данный условный рефлекс.

244

Однако обстановочная афферентация хотя и влияет на появление и интенсивность условнорефлекторной реакции, но сама не способна вызывать эти реакции.

Влияние обстановочной афферентации на условнорефлекторную реакцию наиболее отчетливо выступило при изучении И.П. Павловым явления *динамического стереотипа.* В этих опытах животное тренировалось выполнять в определенном порядке серию различных условных рефлексов. После длительной тренировки оказалось, что любой случайный условный раздражитель может воспроизвести все специфические эффекты, характерные для каждого раздражителя в системе двигательного стереотипа. Для этого нужно лишь, чтобы случайный условный раздражитель следовал в заученной временной последовательности. Таким образом, решающее значение при вызове условнорефлекторных реакций в системе динамического стереотипа приобретает их место В ряду последовательных движений. Следовательно, обстановочная афферентация включает не только возбуждение от стационарной обстановки, но и ту последовательность афферентных возбуждений, которая ассоциируется с этой обстановкой. Таким образом, обстановочная афферентация создает скрытое возбуждение, которое может быть выявлено как только подействует пусковой раздражитель. Физиологический смысл пусковой афферентации состоит в том, что, выявляя скрытое возбуждение, создаваемое обстановочной

афферентацией, она приурочивает его к определенным моментам во времени, наиболее целесообразным с точки зрения самого поведения.

Решающее влияние обстановочной афферентации на условнорефлекторный эффект особенно красиво проявилось в опытах И.И. Лаптева — сотрудника П.К. Анохина. В его экспериментах звонок, примененный утром, подкреплялся едой, а тот же звонок

245

вечером сопровождался ударом электрического тока по лапе. В результате на один и тот же стимул экспериментатору удалось выработать два разных условных рефлекса: условную слюноотделительную реакцию утром и условную оборонительную реакцию (отдергивание лапы) вечером. Т. е. животное осуществляло синтез пускового возбуждения от звонка с афферентацией от обстановки опыта и временем его проведения и научалось дифференцировать эти два комплекса возбуждений, различающихся только временным компонентом, отвечая на них разными условными рефлексами.

Афферентный синтез включает также использование аппарата памяти. Очевидно, что функциональная роль пусковых и обстановочных раздражений в известной мере уже обусловлена прошлым опытом животного. Это и видовая память, и индивидуальная, приобретенная в результате обучения. На стадии афферентного синтеза из памяти извлекаются и используются именно те фрагменты прошлого опыта, которые полезны, нужны для будущего поведения.

Таким образом, на основе взаимодействия мотивационного, обстановочного возбуждения и механизмов памяти формируется так называемая интеграция или готовность к определенному поведению. Но, чтобы она трансформировалась в целенаправленное поведение, необходимо воздействие со стороны пусковых раздражителей. Пусковая афферентация — последний компонент афферентного синтеза.

Процессы афферентного синтеза, охватывающие мотивационное возбуждение, пусковую и обстановочную афферентацию, аппарат памяти, реализуются с помощью специального модуляционного механизма, обеспечивающего необходимый для этого тонус коры больших полушарий и других структур мозга. Этот механизм регулирует и распределяет активирующие

246

и инактивирующие влияния, исходящие из лимбической и ретикулярной систем мозга. Поведенческим выражением роста уровня активации в центральной нервной системе, создаваемым этим механизмом, является появление ориентировочно-исследовательских реакций и поисковой активности животного.

Завершение стадии афферентного синтеза сопровождается переходом в *стадию принятия решения,* которая и определяет тип и направленность поведения. Стадия принятия решения реализуется через специальную и очень важную стадию поведенческого акта — формирование аппарата *акцептора результатов действия.* Это аппарат, программирующий результаты будущих событий. В нем актуализирована врожденная и индивидуальная память животного и человека в отношении свойств внешних объектов, способных удовлетворить возникшую потребность, а также способов действия, направленных на достижение или избегание целевого объекта. Нередко в этом аппарате запрограммирован весь путь поиска во внешней среде соответствующих раздражителей.

Предполагается, что акцептор результатов действия представлен сетью вставочных нейронов, охваченных кольцевым взаимодействием. Возбуждение, попав в эту сеть, длительное время продолжает в ней циркулировать. Благодаря этому механизму и достигается продолжительное удержание цели как основного регулятора поведения.

До того как целенаправленное поведение начнет осуществляться, развивается еще одна стадия поведенческого акта — *стадия программы действия или эфферентного синтеза.* На этой стадии осуществляется интеграция соматических и вегетативных возбуждений в целостный поведенческий акт. Эта стадия характеризуется тем, что действие уже сформировано

247

как центральный процесс, но внешне оно еще не реализуется.

Следующая стадия — это само *выполнение программы поведения.* Эфферентное возбуждение достигает исполнительных механизмов, и действие осуществляется.

Благодаря аппарату акцептора результатов действия, в котором программируется цель и способы поведения, организм имеет возможность сравнивать их с поступающей афферентной информацией о результатах и параметрах совершаемого действия, т. е. с *обратной афферентацией.* Именно результаты сравнения определяют последующее построение поведения,

либо оно корректируется, либо оно прекращается как в случае достижения конечного результата. Следовательно, если сигнализация о совершенном действии полностью соответствует заготовленной информации, содержащейся в акцепторе действия, то поисковое поведение завершается. Соответствующая потребность удовлетворяется. И животное успокаивается. В случае, когда результаты действия не совпадают с акцептором действия и возникает их рассогласование, появляется ориентировочно-исследовательская деятельность. В результате этого заново перестраивается афферентный синтез, принимается новое решение, создается новый акцептор результатов действия и строится новая программа действий. Это происходит до тех пор, пока результаты поведения не станут соответствовать свойствам нового акцептора действия. И тогда поведенческий акт завершается последней *санкционирующей стадией* — удовлетворением потребности.

Таким образом, в концепции функциональной системы наиболее важным ключевым этапом, определяющим развитие поведения, является выделение цели поведения. Она представлена аппаратом акцептора

248

результатов действия, который содержит два типа образов, регулирующих поведение, — *сами цели* и *способы их достижения.* Выделение цели связывается с операцией принятия решения как заключительного этапа афферентного синтеза. Возникает вопрос, в чем суть механизма, который приводит к принятию решения, в результате которого и формируется цель. Чтобы ответить на этот вопрос, необходимо рассмотреть роль эмоций в развитии целенаправленного поведения.

Исследователи выделяют две группы эмоциональных явлений. Первая группа — это *ведущие эмоции.* Их возникновение связано с появлением или усилением потребностей. Так, возникновение той или другой биологической потребности прежде всего отражается в появлении отрицательных эмоциональных переживаний, выражающих биологическую значимость тех изменений, которые развиваются во внутренней среде организма. Качество и специфика ведущего эмоционального переживания тесно увязаны с типом и особенностями породившей его потребности. Вторая группа эмоциональных переживаний — *ситуативные эмоции.* Ситуативные эмоции возникают в процессе действий, совершаемых в отношении цели, и являются следствием сравнения реальных результатов с ожидаемыми. В структуре поведенческого акта, по П.К. Анохину, эти переживания возникают в результате сопоставления обратной афферентации с акцептором результатов действия. В случаях рассогласования возникают эмоциональные переживания с отрицательным знаком. При совпадении параметров результатов действия с ожидаемыми эмоциональные переживания носят положительный характер.

Наиболее прямое отношение к формированию цели поведения имеют ведущие эмоции. Это касается как отрицательных, так и положительных эмоциональных

249

переживаний. Ведущие эмоции с отрицательным знаком сигнализируют субъекту о биологической значимости тех отклонений, которые совершаются в его внутренней среде. Они и определяют зону поиска целевых объектов, так как эмоциональные переживания, порожденные потребностью, направлены на те предметы, которые способны ее удовлетворить. Например, в ситуации длительного голодания переживание голода проецируется на пищу. В результате этого меняется отношение животного к пищевым объектам. Оно эмоционально, с жадностью набрасывается на еду, тогда как сытое животное может проявить полное равнодушие к пище.

Целенаправленное поведение — поиск целевого объекта, удовлетворяющего потребность, — побуждается не только отрицательными эмоциональными переживаниями. Побудительной силой обладают и представления о тех положительных эмоциях, которые в результате индивидуального прошлого опыта связаны в памяти животного и человека с получением будущего положительного подкрепления или награды, удовлетворяющего данную конкретную потребность. Положительные эмоции фиксируются в памяти и впоследствии возникают всякий раз как своеобразное представление о будущем результате при возникновении соответствующей потребности [44].

Таким образом, в структуре поведенческого акта формирование акцептора результатов действия опосредовано содержанием эмоциональных переживаний. Ведущие эмоции выделяют цель поведения и тем самым инициируют поведение, определяя его вектор. Ситуативные эмоции, возникающие в результате оценок отдельных этапов или поведения в целом, побуждают субъект действовать либо в прежнем направлении, либо менять поведение, его тактику, способы достижения цели.

250

Согласно теории функциональной системы, хотя поведение и строится на рефлекторном принципе, но оно не может быть определено как последовательность или цепь рефлексов. Поведение отличается от совокупности рефлексов наличием особой структуры, включающей в качестве обязательного элемента программирование, которое выполняет функцию опережающего отражения действительности. Постоянное сравнение результатов поведения с этими программирующими механизмами, обновление содержания самого программирования и обусловливают целенаправленность поведения [44].

Таким образом, в рассмотренной структуре поведенческого акта отчетливо представлены главные характеристики поведения: его *целенаправленность* и *активная роль субъекта* в процессе построения поведения.

§ 3. Поведение в вероятностной среде

Понимание того, что животное и человек, как правило, действуют в постоянно и случайно меняющейся среде, побудило исследователей к изучению способности нервной системы отражать вероятностные характеристики действительности.

Способность живого организма прогнозировать вероятность предстоящих событий показана во многих экспериментах на крысах, кошках, обезьяне и человеке. При этом исследователи подчеркивают особую роль передних отделов новой коры. Так, после повреждения лобных долей у обезьян нарушение отражения вероятностных характеристик среды сохраняется в течение трех с лишним лет, тогда как аналогичный дефект, возникающий после двустороннего Удаления теменной коры, исчезает через один-пол-тора месяца.

251

Вместе с тем способность к отражению вероятностной структуры среды показана и для других структур мозга. В опытах Д.Г. Шевченко в лаборатории В.Б. Швыркова это свойство было установлено у нейронов зрительной коры. Кролика обучали в ответ на вспышки света слева и справа нажимать на педаль и получать пищу соответственно из левой и правой кормушки. Вспышки света с разных сторон подавались с разной вероятностью: 50 и 100%. Нейроны зрительной коры научались различать вероятность предъявления вспышек, что выразилось в формировании у них различных реакций. Эти дифференцированные реакции нейрона появлялись перед нажимом на педаль. И не выявлялись на других этапах поведения.

Нервная система обладает способностью оценивать не только вероятность появления тех или других стимулов, но и вероятность удовлетворения потребности, т. е. вероятность, с которой следует подкрепление. П.В. Симонов различает два самостоятельных механизма, измеряющих вероятность подкрепления, связывая их с функциями различных структур мозга. По его мнению, реагирование на условные сигналы, подкрепляемые с низкой вероятностью, обеспечивается гиппокампом, тогда как прогнозирование высоковероятностного подкрепления связано с функциями фронтальной коры.

Это заключение строится на результатах опытов, в которых показано, что после разрушения передних отделов новой коры избирательно замедляется процесс формирования условных пищевых и двигательных реакций только при высокой вероятности подкрепления. Выработка условных рефлексов при низкой вероятности подкрепления не страдает, в результате чего значение редко и часто подкрепляемых условных стимулов выравнивается. Повреждение теменной коры

252

у кошки не нарушает высоковероятностное прогнозирование.

Исследователи высказывают предположение, что повышенная отвлекаемость на малозначимые события, которая наблюдается у больных с опухолями в лобных долях мозга, может быть связана с нарушением *механизмов вероятностного прогнозирования.*

В отличие от фронтальной коры гиппокамп необходим для реагирования на сигналы с низкой вероятностью подкрепления. По данным М.Я. Пигаревой, двустороннее удаление гиппокампа у крыс делает невозможным их обучение при подкреплении с вероятностью 0,4 и 0,33. Нейроны гиппокампа фиксируют все изменения, все нестандартные отклонения в окружающей среде, вызывающие ориентировочные реакции. Чем ниже вероятность события, тем сильнее реакции нейронов гиппокампа.

Существуют индивидуальные различия в способности людей прогнозировать вероятность событий. Одни лица имеют тенденцию к субъективному завышению частоты более частого события, другие занижают ее, а третьи адекватно оценивают вероятность как частых, так и редких

явлений. По некоторым данным, способность отражать вероятностную структуру среды связана преимущественно с функцией правого полушария.
Таким образом, многочисленные данные показывают, что *отражение вероятностной структуры среды является одним из важных механизмов работы мозга.* Функции этого механизма распределены между различными структурами мозга. Вероятностные характеристики действительности наряду с другими ее параметрами выделяются нервной системой и фиксируются в памяти животного и человека.
Это обстоятельство дает основание исследователям полагать, что механизм предвидения в структуре
253
поведенческого акта должен строиться с учетом как образа «вероятностной структуры среды» [4], так и «вероятности достижения цели» [36].
Следует отметить, что сам П.К. Анохин возражал против термина «вероятностное прогнозирование» на том основании, что вероятность прогноза, который представлен в акцепторе результатов действия, всегда максимальна и равна единице. В каждый данный момент времени цель, которая уже сформирована в акцепторе действия, всегда одна. Вместе с тем его модель поведения не отрицает способности нервной системы к отражению вероятностных свойств действительности. Согласно выше рассмотренной модели поведенческого акта эта информация вместе с другой на стадии афферентного синтеза извлекается из памяти и используется для формирования акцептора действия. Т. е. отражение вероятностной структуры среды связано с ранними стадиями развертывания поведенческого акта, предшествующими стадии акцептора результатов действия.
По мнению А.С. Батуева, знание вероятностных характеристик среды, которому он придает важное значение в построении поведения, определяет степень актуальности той или другой двигательной программы, извлекаемой из памяти. Отдельные поведенческие программы выстраиваются в последовательность в соответствии с вероятностными характеристиками действительности.
Важная функция в структуре поведенческого акта принадлежит ориентировочно-исследовательской деятельности, которая всякий раз возобновляется в результате рассогласования акцептора действия с параметрами и результатом выполненного действия. Именно благодаря росту неспецифической активации в ЦНС, которая наблюдается во время ориентировочных реакций, становятся возможными более тщательный
254
анализ окружающей среды и более успешное извлечение информации из памяти для последующего формирования нового акцептора действия. Значение для поведения механизма, регулирующего уровень активации нервной системы, выходит далеко за пределы обеспечения ориентировочно-исследовательской деятельности, так как сама реализация поведения в соответствии с содержанием акцептора действия сильно зависит от процессов неспецифической активации.
§ 4. Нейронные механизмы поведения
Переход исследователей к изучению нейронных механизмов поведения открывает широкие перспективы как для понимания назначения отдельных структур мозга, так и самой организации поведенческого акта. О чем же говорит изучение нейронной активности?
Любой поведенческий акт представляет интеграцию врожденных и приобретенных составляющих, от соотношения которых зависит степень его сложности. Поведенческий же акт, который в основном предопределен наследственностью, генетической памятью, имеет более простую структуру. На нейронном уровне он может быть представлен как интеграция сенсорных и командных нейронов, которые реализуют моторный акт через пул мотонейронов. Влияния мотивационного и неспецифического возбуждения на такую систему реализуются через модулирующие нейроны.
Поведенческий акт, который формируется в процессе индивидуальной жизни и является результатом обучения, имеет более сложную организацию. Изучение активности отдельных нейронов во время выполнения сложного поведения позволяет выделить большое число групп нейронов, различающихся своими функциями.
255
Прежде всего выделена большая группа сенсорных нейронов. Среди них *нейроны-детекторы.* Они селективно реагируют на определенное и достаточно простое качество или свойство

внешнего мира. Это детекторы элементов формы, выделяющие углы, отрезки линий, определенным образом ориентированные, или детекторы цвета и т. д. Среди сенсорных нейронов выделена группа специальных нейронов — *«гностических единиц»,* избирательно реагирующих уже не на простые, а на сложные интегральные признаки [14]. Так, Е. Роллсом в верхней височной коре у обезьян найдены нейроны, избирательно реагирующие на определенные лица людей или других обезьян, а также на их фотографии и не реагирующие на неодушевленные объекты и их изображения. Кроме того, также найдены нейроны, идентифицирующие эмоции, например, они избирательно отвечают на выражение угрозы на человеческом лице. Нейроны, идентифицирующие лица и эмоциональную экспрессию, независимо от ракурса восприятия, обнаружены также в миндалине. Полагают, что данные гностические единицы в миндалине принимают участие в формировании коммуникативного поведения животных в стаде.

Таким образом, реакция организма на пусковую и обстановочную афферентацию предполагает возбуждение различных сенсорных нейронов, включая детекторы простых и сложных признаков.

Особую группу нейронов составляют *нейроны «среды»,* которые избирательно возбуждаются на определенную обстановку, место в привычном сенсорном окружении. К ним относятся пространственно-селективные нейроны, описанные А.С. Батуевым. Эти нейроны предпочитали реагировать на условный сигнал, предъявляемый либо слева, либо справа. Нейроны «среды» были найдены Ю.Н. Александровым в моторной, соматосенсорной и зрительной коре у кролика.

256

Их активация наблюдалась только в момент пребывания кролика в определенной части клетки. При этом их активность не зависела от каких-либо движений и поведения кролика. Нейроны «среды» в коре сходны с *нейронами «места»,* найденными О'Кифом в гиппокампе кролика. Нейроны «места» также активизировались лишь при определенной ориентации животного в экспериментальном пространстве. Некоторые из них имели не одно, а два или более предпочитаемых пространственных полей в окружающей среде животного.

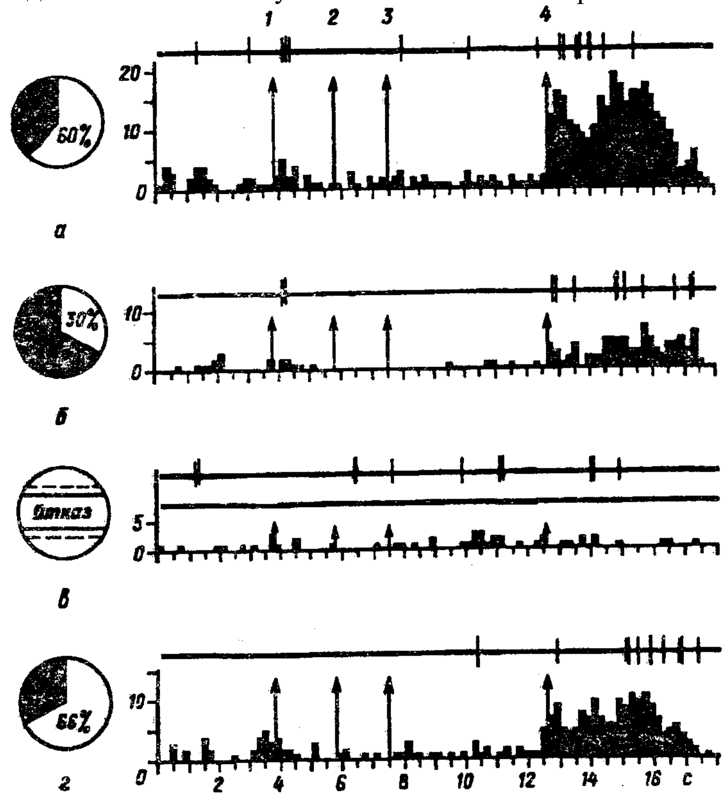
Во многих структурах мозга обнаружены нейроны, активация которых связана с выделением цели поведенческого акта. Прежде всего это нейроны, которые избирательно реагируют на внешний вид пищи. Они найдены в гипоталамусе, в височной коре обезьян, в хвостатом ядре. А.С. Батуев нашел их в теменной и лобной коре у обезьян. Реакции этих нейронов возникали без обучения. Но их появление зависело от мотивационного возбуждения животного (голода). С насыщением обезьяны эти нейроны переставали реагировать на вид пищи. На рис. 29 показана зависимость реакции нейрона лобной коры обезьяны на появление пищи в кормушке, от уровня голодной мотивации. По мере насыщения животного реакция нейрона на появление пищи исчезает. Одновременно уменьшается число правильных реакций выбора. С заменой подкрепления на более привлекательное реакция активации нейронов на вид пищи восстанавливается, а с ней и общий уровень условнорефлекторной деятельности.

Сходный тип нейронов был обнаружен К.В. Судаковым, который назвал их *нейронами «ожидания».* В условиях пищевого мотивационного возбуждения, возникающего естественным путем, или в результате электрического раздражения «центра голода»,

257

Рис. 29. Зависимость активности нейрона лобной коры от уровня пищевой мотивации (*по А.С. Батуеву, 1986*).

1 — предупреждающий, *2-3* — условный, *4* — пусковой сигналы; слева, — диаграммы, показывающие правильные реакции выбора (n = 20), справа — нейрограммы и постстимульные гистограммы спайковых разрядов нейрона; по оси абсцисс — время, по оси ординат — частота, имп/с при n = 20; *а* — исходный уровень мотивации (подкрепление морковью); *б* — постепенное насыщение животного; *в* — отказ от выполнения программы; *г* — введение нового пищевого подкрепления (лесные орехи). Наблюдается восстановление исходного уровня условнорефлекторной деятельности и импульсной активности нейрона

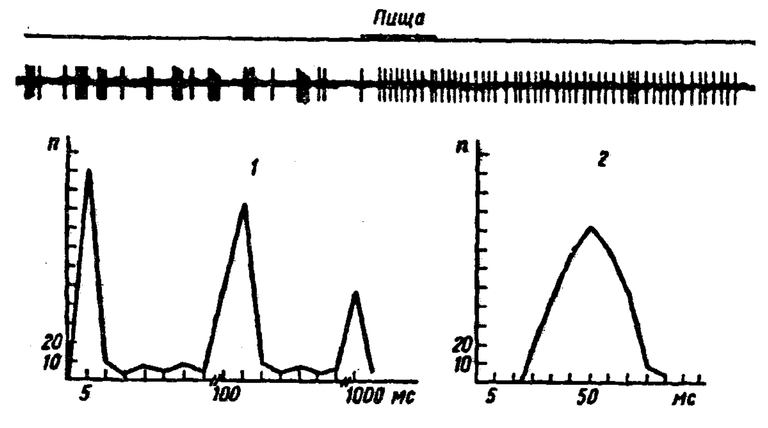


расположенного в латеральном гипоталамусе, эти нейроны разряжаются пачками спайков. С удовлетворением голода пачечный тип активности нейронов замещается на следующие равномерно одиночные спайки (рис. 30).

При попадании пищи в полость рта пачечная активность нейронов усиливается и исчезает в момент поступления пищи в желудок. Следовательно, контактное восприятие пищи через вкусовые рецепторы, т. е. предмета, способного удовлетворить голодную мотивацию, не уменьшает, а усиливает ее. Лишь тогда, когда пища попадает в желудок, и, следовательно, становится реальным подкреплением, сигналы об этом снижают пищевую мотивацию, что отражается в исчезновении пачечной активности у этих нейронов [44].

Рис. 30.* Пачечный тип активности нейрона, характерный для голодного кролика *(1),* после насыщения животного сменяется частыми, равномерно следующими одиночными спайками *(2).

Сверху вниз: отметка кормления животного, запись нейронной активности и межимпульсные гистограммы — по оси абсцисс — мс, по оси ординат — число спайков *(по К.В. Судакову, 1986)*



259

Исследователи высказывают гипотезу, что нейроны, на которых конвергируют мотивационное возбуждение и возбуждение от подкрепления, входят в структуру акцептора результатов действия. Пачечная активность этих нейронов отражает «ожидание» пищевого подкрепления. В нейронах «ожидания» во время пищевой мотивации закодирована информация о предмете, способном удовлетворить голод, т. е. информация о его виде, вкусе и способности утолять голод. Мотивационное возбуждение актуализирует образ предмета и тем самым повышает реактивность нейрона на пищевые раздражители. В результате вид пищи вызывает мощную реакцию нейрона в виде усиления пачечной активности. В отсутствие мотивации нейрон не реагирует на вид пищи. Изменения реакций нейронов «ожидания» объясняют, почему голодным животным пища воспринимается иначе, чем сытым. Таким образом, в условиях мотивационного возбуждения возникает пристрастное восприятие предметов, способных удовлетворять потребности. Нейроны «ожидания» широко представлены в коре и подкорке. Число их увеличивается по направлению от коры к стволовым структурам мозга: от 30% в соматосенсорной коре до 75-80% в ретикулярной формации среднего и продолговатого мозга. Полагают, что нейроны разных отделов мозга «ожидают» свои специфические параметры подкрепления. Каждой мотивации: пищевой, питьевой, оборонительной и т. д. — соответствует свой тип пачечной активности, свой тип распределения межимпульсных интервалов, одновременно охватывающий многие нейроны самых разных структур мозга [38].

Выделена также группа нейронов, которые активируются при выполнении целевых движений. В.Б. Швырков назвал их *нейронами «цели».* Их активация предшествует акту хватания пищи у кроликов

260

либо нажиму на педаль, за которым следует подача кормушки с пищей. Активация этих нейронов наблюдается при любых вариантах приближения к цели (справа, слева) и при любом способе нажатия на педаль (одной или двумя лапами), и она всегда прекращается при достижении результата. Условия, среда, в которой выполняется данное действие, также не влияют на активность нейронов «цели». Нейроны цели зарегистрированы в моторной, сенсомоторной, зрительной коре, гиппокампе кролика. Они не активируются перед другими движениями, например, перед пережевыванием пищи, не направленными на достижение цели. Нейроны, которые возбуждались только перед выполнением заученного движения нажима на определенный рычаг, сопровождающегося пищевым подкреплением, были обнаружены и у обезьян в лобной и теменной коре. А.С.Батуев их называет *нейронами моторных программ,* так как их активация связана с запуском двигательного акта. Активации нейронов моторных программ предшествует возбуждение двух других групп нейронов: 1) в момент действия условного сигнала и 2) в период отсрочки между условным сигналом и моментом, когда обезьяна получает доступ к рычагу.

Наконец, многими исследователями выделяются нейроны, активность которых жестко связана с осуществлением определенных движений независимо от их роли и места в структуре поведенческого акта. Так описаны нейроны, которые активируются при занятии животным

определенной позы, при пережевывании пищи. Среди них следует различать *командные нейроны* и *мотонейроны.* Возбуждение командного нейрона определяет осуществление сложно координированного движения, в выполнение которого вовлекается группа мотонейронов. Возбуждение же мотонейрона
261
связано с сокращением или расслаблением отдельной мышцы.
В результате несоответствия модели ожидаемого будущего с наличным возбуждением на смену основного поведения, направленного на удовлетворение доминирующей потребности, приходит ориентировочно-исследовательское поведение. Так, не обнаружив педали, нажим на которую сопровождается подачей пищи в соответствующую кормушку, кролик активно обследует клетку, обнюхивает новую кормушку и педаль, скребет место старой кормушки лапами. По данным В.Б. Швыркова, ориентировочно-исследовательское поведение в некоторых случаях сменяется оборонительным, агрессивным поведением. При этом кролики зубами вырывали педали и швыряли их по клетке. Такое поведение имеет приспособительное значение: животное использует весь свой индивидуальный опыт независимо от условий его приобретения. Само ориентировочно-исследовательское поведение направлено на детальное ознакомление с окружающей средой и поиск тех сигналов или объектов, которые ранее как-то были связаны с удовлетворением доминирующей потребности. В.Б. Швырковым выделена особая группа нейронов, которые становятся активными только в поисковом поведении кролика. Такие нейроны были обнаружены в сенсомоторной коре и головке хвостатого ядра. В его опытах голодный кролик (24 ч депривации) мог поедать листья, укрепленные на полу камеры в специальных держателях. *Нейроны поискового поведения* активировались при обнюхивании пустых держателей, но только тех из них, из которых кролик ранее хотя бы один раз уже получал пищу. Эта реакция нейронов во время обнюхивания вырабатывается и может быть угашена. Для этого нужно, чтобы у кролика сменился держатель, через который его подкармливают.
262
Характерной особенностью ориентировочно-исследовательского поведения является также усиление ориентировочных реакций, обеспечивающих лучшее восприятие стимулов. На нейронном уровне этому соответствует усиление реакций особого класса нейронов — *нейронов новизны,* активирующихся при действии новых стимулов и снижающих свою активность по мере привыкания к ним. Нейроны «новизны» описаны для гиппокампа, неспецифического таламуса, ретикулярной формации среднего мозга и других структур.
Таким образом, исследования, выполненные на нейронном уровне, приводят к заключению, что активность нейронов связана с поведенческим актом и что отдельные его стадии, этапы представлены различными группами нейронов. При этом функционально сходные нейроны могут быть обнаружены в различных структурах мозга, т. е. существует определенная распределенность функции по различным структурам мозга, что не отрицает их специализации. Так, для гиппокампа характерны нейроны «места», хотя они найдены также в неокортексе, в гипоталамусе. Но в этих структурах они представлены в малых количествах, тогда как в полях гиппокампа они составляют большинство.
В следующих разделах учебника подробно будут рассмотрены основные звенья структуры поведенческого акта: физиология потребностей, мотивации, эмоций, движения, функциональных состояний.

Глава IX. ПОТРЕБНОСТИ

§ 1. Детерминанты потребностей

Потребности представляют тот фундамент, на котором строится все поведение и вся психическая деятельность человека. В процессе эволюции происходит совершенствование и развитие живых существ. Этот процесс трудно объяснить только приспособлением к изменениям меняющейся среды. «Уравновешивание со средой» обеспечивает лишь самосохранение индивида и вида. Оно — необходимое условие для развития, но не его направляющая тенденция. Несомненно, существует самостоятельный процесс эволюции, который выражается в росте и усложнении центральной нервной системы организма и в освоении им среды обитания во все расширяющихся пространственно-временных масштабах. Движущей силой этого процесса и являются потребности — источник активности живых существ в окружающем, внешнем мире. Их динамика,

преобразование и определяют направление развития живых организмов.
Представление о том, что внутренняя активность самого организма является одной из главных детерминант поведения, развивалось и И.П. Павловым. Им вводится новое понятие — «рефлекс цели» как «стремление к обладанию определенным раздражающим предметом, понимая и обладание, и предмет в широком смысле слова» [28, с. 242]. В качестве примера рефлекса цели он рассматривает пищевой и ориентировочный (исследовательский) рефлексы, наделяя их эпитетом «хватательные рефлексы». Им выделены
264
следующие особенности хватательного рефлекса: 1) стремление к объекту, — завершающееся захватыванием его, ведет к развитию успокоения и равнодушия; 2) для рефлекса цели характерна периодичность появления.
Под рефлексом цели И.П. Павлов понимал движущую силу поведения, источник его активности «Рефлекс цели, — писал И.П. Павлов, — имеет огромное жизненное значение, он есть основная форма жизненной энергии каждого из нас___Вся жизнь, все ее улучшения, вся ее культура делается рефлексом цели, делается только людьми, стремящимися к той или другой поставленной ими себе в жизни цели» [28, с. 245]. Вводя понятие о рефлексе цели, И.П. Павлов подчеркивал значение *активности* как внутренней детерминанты поведения. Эти взгляды не противоречили развиваемой им рефлекторной теории поведения, делающей основной упор на зависимости поведения от внешних детерминант — воздействий внешних стимулов, т. е. на *реактивности* живой системы.
Активность поведения обусловлена наличием потребностей. *Потребность* — это та нужда, которую время от времени испытывает организм и которую он стремится устранить через поведение. Актуализация любой потребности побуждает организм действовать в направлении достижения, овладения предметом, способным удовлетворить данную потребность. Таким образом, усиление потребности — причина любого целенаправленного поведения животного и человека.
Актуализация любой потребности связана с возникновением определенных изменений во внутренней среде организма. Известно, что появление потребности в пище наиболее часто возникает за счет нехватки глюкозы («калориевый голод»). На дефицит глюкозы организм прежде всего реагирует включением гомеостатического механизма саморегуляции, который
265
компенсирует нарушения во внутренней среде за счет своих резервов. В случае голода в кровь выбрасываются адреналин, и глюкогон, которые превращают глюкоген, депонированный в печени, в глюкозу. Высвобожденная глюкоза с током крови поступает к мышцам и внутренним органам.
Однако если недостаток глюкозы в крови не удается скомпенсировать за счет внутренних резервов организма, то возникает пищевое поведение, поиск пищи.
Для того чтобы пищевое поведение возникло, необходимо, чтобы отклонение констант внутренней среды достигло бы некоторых определенных, т. е. пороговых значений. Те отклонения во внутренней среде, которые достигают или превосходят порог инициации поискового пищевого поведения, называют пищевой (биологической) потребностью организма. Отклонения во внутренней среде, которые компенсируются с помощью гомеостатического механизма управления, не могут быть названы биологической потребностью. То есть *биологическая потребность* — это не любая физиологическая нужда организма, а только та, которая достигает определенной пороговой величины и которую организм устраняет через поведение. Так, говорят о насущных биологических потребностях в устойчивой температуре, в различных питательных веществах, воде, имея в виду, что их изменения могут выходить за пределы некоторых уровней. За каждой потребностью в фило- и онтогенезе закрепляется тот или другой способ ее удовлетворения [8].
Потребность предполагает существование предметов, удовлетворяющих ее. Для животных эти предметы предоставляются в готовом виде самой природой. Это пища, особи другого пола для продолжения рода и т. д. Для человека предметы, удовлетворяющие его потребности, это прежде всего продукты его производственной деятельности и культуры.
266
Процесс культурно-исторического развития человека привел к возникновению многочисленного множества вторичных по своему происхождению производных потребностей — вторичных, третичных и т. д., что главным образом связано с появлением новых предметов их

удовлетворения. Так, на базе биологической потребности поддержания температурного комфорта возникла потребность в одежде, которая в свою очередь сформировала потребность в создании соответствующей технологии по ее производству. Согласно А.Н. Леонтьеву, потребности развиваются через развитие объектов их удовлетворения. При появлении в среде новых объектов (например, новых видов пищи) и исчезновении прежних потребности продолжают удовлетворяться, приобретая при этом новое конкретно-предметное содержание. Если у животных развитие потребностей обусловлено расширением круга удовлетворяющих их природных объектов, то у человека развитие потребностей порождается развитием производства. Именно производство предоставляет потребностям новые предметы для их удовлетворения. Этим оно изменяет и создает новые потребности.

Между потребностями человека и сложнорефлекторными формами поведения животных отчетливо прослеживаются филогенетические связи.

§ 2. Классификация потребностей

У человека выделяют *три группы* исходных, *первичных потребностей:* витальные (биологические), социальные и идеальные потребности познания и творчества. У животных им соответствуют сходные три группы потребностей, которые реализуются в соответствующих формах врожденного поведения. *Биологические потребности* направлены на сохранение целостности индивида и вида (витальная функция)

267

(см. рис. 6). Они определяют пищевое, оборонительное поведение и т. д. *Зоосоциальные потребности* животных реализуются через взаимодействие с другими особями своего вида во время полового, родительского, территориального поведения. *Идеальные потребности* создают основу для саморазвития индивида. К ним относят *потребность в новизне,* получении новой информации, которая реализуется в ориентировочно-исследовательском поведении. К этой же группе П.В. Симонов относит и *потребность преодоления,* основу которой составляет специфическая реакция, открытая И.П. Павловым и названная им рефлексом свободы. В частности, она проявляется в сопротивлении животного попыткам ограничить его двигательную активность. Эта потребность наиболее выражена у диких животных, у которых она доминирует над многими другими. Некоторые исследователи выделяют у животных также специфическую *потребность в компетентности* — в стремлении и без специального подкрепления повторять одни и те же действия, что приводит к совершенствованию двигательных навыков. Например, повторяющиеся клевательные движения цыпленка в отсутствие пищи. Данная потребность реализуется в подражательном (имитационном) и игровом поведении.

У человека нет чисто биологических потребностей, так как их удовлетворение всегда опосредовано влиянием социальной среды.

Социальные потребности человека включают стремление человека принадлежать к определенной социальной группе и занимать в ней определенное место в соответствии с субъективным представлением субъекта о иерархии данной группы.

Среди социальных потребностей особо должна быть выделена потребность человека следовать поведенческим, нравственным, эстетическим нормам, принятым в том обществе, к которому он принадлежит. Без этой

268

социальной потребности существование социальных сообществ было бы невозможно.

Социальные потребности, возникая в общении, формируются независимо от витальных. Первые признаки социализации ребенка (его положительная реакция на общение со взрослым — появление улыбки, движений) возникают в результате удовлетворения потребности в привязанности. При этом ребенок обычно привязывается к тому человеку, который с ним больше общается, и даже в том случае, если его кормит другой.

К *идеальным потребностям* человека относится потребность познания окружающего мира и своего места в нем, познание смысла и назначения своего существования [36]. Ее основу составляет потребность в новой информации, которая уже у животных обнаруживает себя в ориентировочно-исследовательском поведении.

Выделяют *две группы детерминант ориентировочно-исследовательского поведения.* С одной стороны, это дефицит активации в организме, который побуждает к поиску стимулов, которые способны его активировать. Этим свойством обладают стимулы, характеризующиеся новизной, сложностью, изменением, неопределенностью, двусмысленностью. Д. Берлайн обозначает этот

вид поведения, направленный на поиск стимуляции, как разнонаправленное исследование. С другой стороны, исследовательская деятельность побуждается недостатком, *неопределенностью полученной информации.* Человек с трудом переносит неопределенность, загадочность, и для устранения этого состояния, по-видимому, существует особая форма ориентировочно-исследовательской деятельности в виде направленной любознательности. Ее цель — получить недостающие, уточняющие сведения и тем самым снизить неопределенность.

Содержание животного в сенсорно-обедненной среде усиливает потребность в сенсорной стимуляции и

269

вызывает разносторонне направленное ориентировочно-исследовательское поведение. Усиление сенсорного воздействия может вызвать пресыщение стимуляцией и, как следствие, поведение, направленное на ограничение, защиту организма от активирующих воздействий. Для побуждения ориентировочно-исследовательского поведения, направленного на поиски недостающей информации, существует оптимум информационной неопределенности. В ситуации с большой неопределенностью, так же как и малой, ориентировочно-исследовательское поведение не развивается.

Говоря о развитии высших потребностей, А.Н. Леонтьев отмечает, что у человека открывается новая возможность: формирование потребностей вообще «отвязывается» от «потребностных состояний организма». Таковы высшие человеческие потребности, которые возникают за счет сдвига потребности на содержание деятельности. Это — *функциональные потребности,* которые, однако, отличны от биологических функциональных потребностей, таких, как потребность во сне или тратах мышечной силы. К новым типам потребностей — «предметно-функциональным » — относятся потребность в труде, художественном творчестве и т. д.

В каждой из трех выделенных групп потребностей (витальных, социальных и идеальных) П.В. Симонов [36, 37] предлагает различать *потребности сохранения и развития.* Дифференцирующим признаком является их отношение к общественно-исторической норме удовлетворения. Потребности сохранения удовлетворяются в пределах норм, потребности развития превышают их. Так, идеальная потребность сохранения удовлетворяется овладением достигнутого к настоящему моменту уровня знания, потребность развития побуждает стремиться к непознанному, ранее никому не изведанному.

270

§ 3. Потребности и воспитание

Свое представление о нормах общественной жизни человек формирует на основе *потребности следовать тем или другим эталонам поведения.* При этом важная роль в усвоении ребенком норм поведения принадлежит его стремлению имитировать поведение взрослого. Особенно ярко эта потребность выражена в раннем детстве. Поэтому в формировании этических, идеологических, нравственных принципов ребенка огромная роль принадлежит личному примеру. Ребенок стремится подражать взрослым и тем самым практически усваивает принципы, которыми они руководствуются, а не те правила поведения, которые стараются привить ему, обращаясь к его сознанию. Особенно пагубно для воспитания молодого человека расхождение личного примера и декларации высоконравственных норм поведения, что ведет к формированию цинизма, заниженных духовных потребностей.

Особое значение для обучения, особенно трудового, имеет стремление человека к компетентности, его *потребность в вооруженности.* Только на базе этой потребности формируется высокий уровень профессионализма, точность и совершенство исполнения, мастерство. Удовлетворение этой потребности порождает радость по поводу своего умения, мастерства. За счет этих положительных эмоций даже самая рутинная деятельность приобретает привлекательность. В школе радость познания, узнавания нового должна постоянно дополняться радостью уметь и мочь. Это делает учение интересным и успешным. Удовлетворение потребности в компетентности положительно влияет на формирование характера человека. Высокий уровень компетентности человека делает его спокойным, уверенным, самостоятельным, независимым. Недостаточная

271

компетентность часто ставит человека в зависимость от других, усиливает индивидуальную тревожность, вызывает завистливое отношение к успехам других и т. п. Удовлетворение и развитие этой потребности имеет высокую социальную ценность.

Огромное значение для развития и воспитания ребенка имеет раннее детство. Многие черты поведения закладываются именно в этот период. Это явление связывают с существованием на ранних этапах онтогенеза периодов с повышенной чувствительностью (или критических периодов). Считается, что в функциональном развитии мозга имеется множество *критических периодов.* Понятие критического периода введено по аналогии с периодом наилучшего проявления импринтинга. Особенности влияния внешней среды, состояние организма в критический период откладывают неизгладимый след на всю дальнейшую судьбу индивида. В результате сенсорной депривации, недостаточности питания и изменений гормонального баланса во время критического периода развиваются дефекты, которые не компенсируются.

На животных показано, что после проведения во время критического периода монокулярной или контурной зрительной депривации, которая достигалась содержанием животных в помещениях, где возможно было воспринимать только вертикальные или горизонтальные линии, у них страдала точность ориентировки в пространстве (преодоление препятствий, прыжки, хождение по краю и т. п.), различение фигур через ранее депривированный глаз, а также тонкое различение контуров. Полного восстановления утраченных функций не происходило и у взрослого животного.

Сенсорная депривация в раннем возрасте ведет также к нарушению интегративных функций мозга, к ухудшению обучения взрослых особей.

272

По данным О.В. Богдарова, сенсорная депривация в раннем периоде эмбриогенеза отрицательно влияет на формирование условных двигательных рефлексов у эмбриона. Если у интактных куриных эмбрионов условный двигательный рефлекс можно выработать, начиная с 14-го дня эмбриогенеза, то у эмбрионов, подвергнутых хроническому обездвиживанию с помощью релаксантов, что приводило к устранению афферентного потока, возникающего при спонтанных движениях эмбриона, выработка условного рефлекса либо была невозможна, либо он был плохо выражен.

Если в критический период животное подвергается не депривации, а, наоборот, усиленным воздействиям, так называемому содержанию в насыщенной среде, то это обстоятельство также накладывает неизгладимый отпечаток. Одно из наиболее ярких проявлений эффекта «насыщенной среды» в раннем онтогенезе — это возрастание стрессоустойчивости. Животное, систематически подвергающееся стрессовым воздействиям, которые, однако, не выходят за пределы его адаптивных возможностей, приобретает способность в последующем противостоять не только отрицательному влиянию воздействующего раздражителя, но и многим другим стрессорам. В качестве стрессового воздействия часто используется прием, когда животное несколько минут находится в руках экспериментатора. Было обнаружено, что при такой форме воздействия у экспериментальных животных заметно меняется поведение по сравнению с контрольными. Они более ориентированы в системе лабиринта, менее эмоциональны и более резистентны к действию разнообразных стрессовых и патогенных факторов.

И. Лат показал, что высокий уровень индивидуальной двигательной активности, ЭЭГ-активации (усиления тета-ритма), а также метаболических процессов (по показателям поглощения калорий, кислорода,

273

температуры тела и веса экскрементов) может формироваться под влиянием питания, которое крыса получает в чувствительный период. Добавление в пищу жиров, углеводов, соли ведет к росту показателей активности, а белки и калий снижают их. И. Лат называет это явление «диетическим импринтингом».

Кроме того, критический период на ранних этапах развития имеет важное значение для первичной социализации у млекопитающих. Опыты X. Харлоу, который во время критического периода содержал обезьян в изоляции или с матерью-суррогатом (моделью матери), показали отсутствие первичной социализации, изменение зоосоциального поведения животных: нарушение игрового, полового поведения, отсутствие стремления к контактам.

Критический период первичной социализации у собак приходится на возраст с 3 до 10 недель жизни. Возраст 6-7 недель — наиболее оптимальное время для социализации у щенков. С 8 недели у них появляется реакция страха, которая, видимо, и прерывает чувствительный период — для социализации. Для детей в возрасте между 5 и 12 месяцами также характерно нарастание страха перед незнакомцами, что позволяет предположить, что у человека период первичной социализации завершается в возрасте около 5 месяцев.

Таким образом, наличие периодов повышенной чувствительности характерно для животных и

человека. У разных видов млекопитающих протяженность критических периодов может варьировать от нескольких часов до нескольких лет. Периоды повышенной чувствительности имеют важное значение как для формирования индивидуальных особенностей, способностей, так и потребностей индивида.

Глава X. МОТИВАЦИЯ

§ 1. Биологическая мотивация

Любые, даже незначительные отклонения во внутренней среде организма немедленно воспринимаются многочисленными рецепторами. Это баро-, механо-, термо-, осмо-, глюкорецепторы и другие, т. е. рецепторы, реагирующие на изменение давления, на механические, температурные воздействия, изменение осмотического давления крови, содержание глюкозы в крови. Такие рецепторы находятся во внутренних органах (желудке, печени, сердце), в стенках сосудов и в различных структурах мозга (в гипоталамусе, ретикулярной формации среднего мозга, продолговатом мозге). Так, в передней преоптической зоне гипоталамуса находятся терморецепторы. Глюкорецепторы, реагирующие на содержание и доступность глюкозы для клеток, присутствуют в промежуточном мозге, печени, желудке и тонком кишечнике.

Часто сдвиги во внутренней среде оказывают комплексное действие на разные типы рецепторов. Так, изменение в организме водно-солевого баланса возбуждает многочисленные осморецепторы, расположенные в переднем гипоталамусе. Они активируются повышением внутриклеточной концентрации солей при утрате клетками воды. Импульсацию центральных осморецепторов можно вызвать инъекцией малого количества гипертонического раствора хлористого натрия (менее 0,2 мл) в передний гипоталамус животного. Через 30-60 с это вызывает усиленное (до 2-8 л) и продолжительное (2-5 л) потребление воды. При электрической
275
стимуляции этих же нервных структур животное пьет воду в течение длительного периода времени. Но организм реагирует не только на внутриклеточный дефицит воды, но и на потерю воды из внеклеточного пространства. Предполагают, что к этому причастны рецепторы растяжения в стенках крупных вен вблизи сердца. Кроме того, потеря воды в организме вызывает уменьшение слюноотделения. Это также возбуждает специальные водные рецепторы в слизистой рта и глотки и ощущается как сухость во рту.

Рецепторы внутренней среды (интероцепторы) обеспечивают непрерывное наблюдение за состоянием внутренней среды организма. Их возбуждение включает гомеостатический механизм, автоматически компенсирующий возникший во внутренней среде сдвиг.

Так, при перегревании активируется вегетативная . нервная система, в результате усиливается потоотделение, выделение слюны, расширяются периферические сосуды. Одновременно с помощью адреналина и глюкогена из резервов организма в кровь выделяется сахар и т. п. Работа этих механизмов направлена на согревание организма за счет имеющихся ресурсов и изменения режима функционирования различных его систем.

Если же отклонения во внутренней среде достигают таких величин, которые не могут быть скомпенсированы гомеостатической саморегуляцией, то включается второй механизм в виде специализированного поведения. Сдвиги во внутренней среде, инициирующие поведение, отражают появление потребности. А само поведение, направленное на ее удовлетворение, называют мотивированным поведением. Его отличает высокая целесообразность. Оно направлено на устранение нежелательных сдвигов во внутренней среде через взаимодействие с определенными объектами внешнего мира.

Следует сказать, что пока нет согласия между разными авторами в отношении содержания самого
276
термина «мотивация». Мотивация буквально означает «то, что вызывает движение ». На этом основании наиболее часто этот термин используют для обозначения некоторой тенденции, которая стремится выявить себя в поведении. Когда же пытаются уточнить содержание этого понятия, то выделяют различные аспекты этого механизма. Согласно одной точке зрения *мотивация — это состояние,* которое развивается в структурах ЦНС во время поведения. Объективно оно выражается в изменении электрической активности мозга, биохимии мозга и, по-видимому, в изменениях на молекулярном уровне. В субъективном плане мотивации соответствует появление определенных переживаний. Так возникает чувство жажды, которое мы испытываем, не

напившись воды, или чувство голода, когда давно не ели. По К.В. Судакову, мотивация рассматривается как особый комплекс возбуждений, который роковым образом толкает животное и человека к поиску специфических раздражителей внешней среды, удовлетворяющих эту потребность. Сходное определение мотивации предлагает Б.И. Котляр [16]. Это «эмоционально окрашенное состояние, возникающее на основе определенной потребности и формирующее поведение, направленное на удовлетворение этой потребности» [16, с. 79].

Другой подход связан с пониманием мотивации как некоторого начального толчка (побуждения), который всегда переходит в поведение, характеризующееся наличием определенной цели. И мотивация в этом случае становится синонимом целенаправленного поведения. Цель — главное звено в мотивации. Поэтому П.В. Симонов определяет мотивацию через механизм формирования цели. «Мотивация — это физиологический механизм активирования хранящихся в памяти следов (энграмм) тех внешних объектов, которые способны удовлетворить имеющуюся у организма потребность, и тех действий, которые способны

277

привести к ее удовлетворению» [36, с. 227]..Согласно А.Н. Леонтьеву, мотивация — опредмеченная потребность. Главное в таком определении: *мотивация — само целенаправленное поведение.*

Стремление выделить в мотивации две стороны, два аспекта характерно и для обыденной речи. Часто используют термин «мотивация», вкладывая в него двойной смысл. Так, говоря о голоде, имеют в виду либо ощущение голода как выделение некоторого состояния либо намерение действовать, чтобы удовлетворить голод, подчеркивая тем самым операционный или поведенческий аспект мотивации.

Таким образом, когда говорят о мотивации, выделяют две фазы: 1) *фазу детекции специфического состояния,* выражающего появление определенного дефицита во внутренней среде, т. е. возникновение потребности, и 2) *фазу запуска и реализации специализированного целенаправленного поведения* в отношении тех внешних объектов, которые способны удовлетворить данную потребность. Первая фаза инициирует вторую.

Рассмотрим мотивацию как состояние. Долгое время оставался нерешенным вопрос о специфичности мотивационных состояний. Было неясно, существует ли столько же мотивационных состояний, сколько и потребностей. Или же существует единое мотивационное состояние как общая неспецифическая функция для всех видов поведения.

Физиологические особенности мотивационных состояний впервые были изучены П.К. Анохиным, которым и было сформулировано положение о *специфичности неспецифической активации.* Вопреки устоявшейся точке зрения о том, что неспецифическая активация коры больших полушарий со стороны ретикулярной формации различается лишь интенсивностью и локализацией, он предположил существование у нее биологических модальностей.

278

Первые данные о различии восходящих к коре возбуждений были получены на кошке с уретановым наркозом. Оказалось, что уретан избирательно блокировал ЭЭГ-реакции пробуждения и возникновение ориентировочных реакций. В то же время он не затрагивал корковую активацию на болевое раздражение. Было сделано заключение, что есть по крайней мере два типа восходящих активаций, которые различаются нейрохимически. Дальнейшие эксперименты подтвердили, что кора мозга получает отнюдь не монотонные возбуждения. Она может быть активирована за счет различных восходящих возбуждений. Эти возбуждения, формируясь на уровне подкорковых аппаратов, уже там приобретают биологическую специфику, которая радикальным образом определяет всю судьбу активирующих возбуждений на корковом уровне.

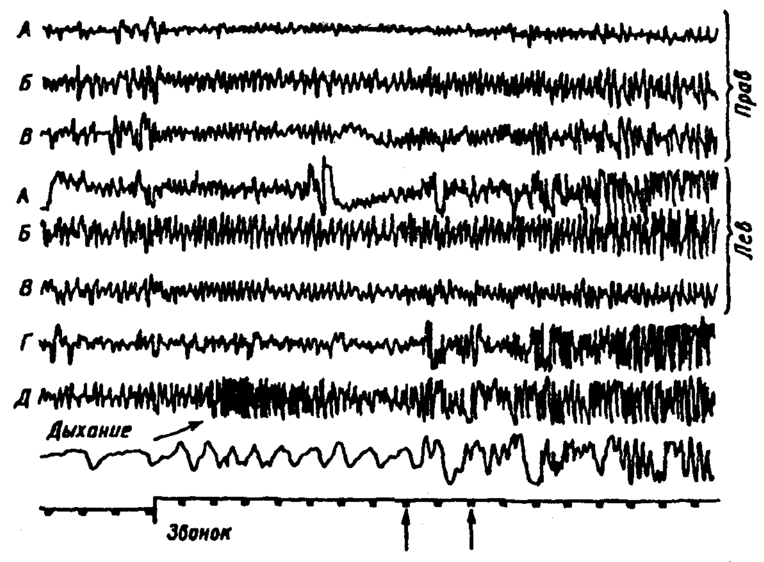
Для оборонительной мотивации бодрствующего животного, так же как для ориентировочного рефлекса, характерна определенная картина электрической активности мозга. У кролика в задних областях коры и в ряде подкорковых образований (ростральной части ретикулярной формации, гиппокампе, медиальном таламусе) возникает своеобразный ритм с частотой 5-7 кол/с, который отличается своей исключительной упорядоченностью и регулярностью. Этот ритм получил название тета-ритма или ритма напряжения (стресс-ритма).

Во время пищевой мотивации вместо тета-ритма возникают пачкообразные приступы учащенных и высокоамплитудных колебаний. Они усиливаются во время подкрепления голодного животного пищей (рис. 31). Из рисунка видно, что в ответ на условный Стимул пищевого рефлекса (звонок) животное сначала реагирует общей реакцией настораживания — усилением тета-ритма. Но с подачей пищи она сменяется характерной для пищевого возбуждения ЭЭГ-активностью —

частыми высокоамплитудными колебаниями.
279

Рис. 31. Типичное изменение электрической активности ретикулярной формации и других структур мозга кролика, соответствующее пищевому возбуждению.

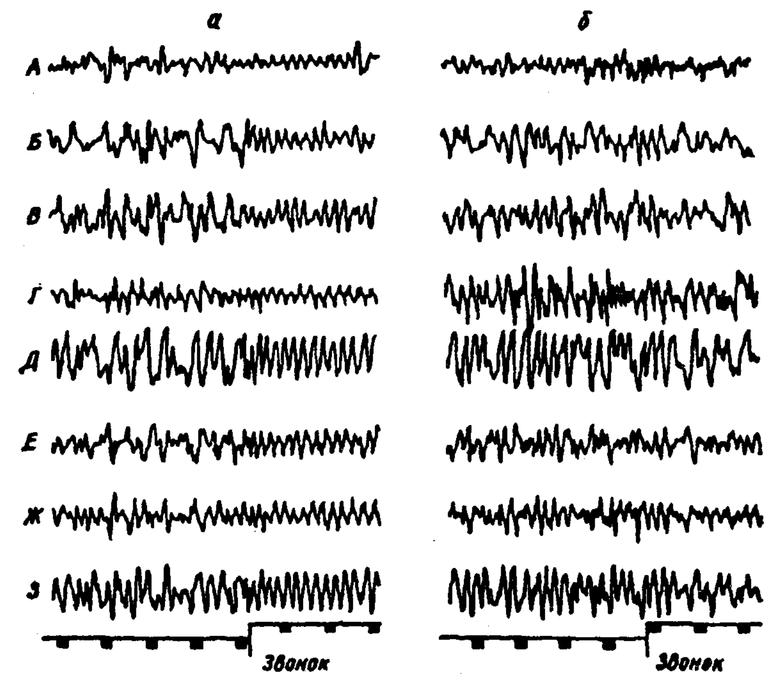
Отчетливо видны высокоамплитудные, высокочастотные колебания, которые предваряются тета-ритмом на включение условного раздражителя (звонка).
А — сенсомоторная, *Б* — височная, *В* — затылочная кора, *Г* — гиппокамп, *Д* — ретикулярная формация; нижняя кривая — отметка времени (с) и звонка. Вертикальными стрелками выделена подача пищи. Косой стрелкой показано появление активности пищевого возбуждения в ретикулярной формации *(по Л.К. Анохину, 1963)*



В ретикулярной формации этот вид активности возникает и до подачи пищи (показано стрелкой).
Гетерогенность восходящих к коре возбуждений была выявлена и фармакологически. Активация мозга при разной мотивации имела различную химическую природу. Тета-ритм, вызываемый болевым раздражением, полностью блокируется инъекцией аминазина. Как видно из рис. 32, звук — условный сигнал
280

Рис. 32. Введение аминазина блокирует тета-ритм, вызванный оборонительным мотивационным возбуждением

Рис. 32. Введение аминазина блокирует тета-ритм, вызванный оборонительным мотивационным возбуждением; *а* — до, *б* — после введения аминазина; *А* — сенсомоторная, *Б* — сенсомоторная — височная, *В* — височная, *Г* — затылочная кора, *Д* — гиппокамп, *Е* — гипоталамус, *Ж* — медиальный таламус, *3* — ретикулярная формация; нижняя кривая — отметка условного сигнала (звонка) оборонительного рефлекса и времени (с) *(по П.К. Анохину, 1963)*



болевого раздражения — в обычных условиях вызывает хорошо выраженный ритм настораживания, а в сенсомоторной коре — ЭЭГ-десинхронизацию (а). Однако тот же условный раздражитель после инъекции аминазина ни тета-ритма, ни ЭЭГ-десинхронизации не вызывает (б). Вместо тета-ритма регистрируются медленные волны. При этом болевое раздражение также не способно вызывать стресс-ритм. Одновременно

исчезают и поведенческие оборонительные реакции (условные и безусловные). Вместе с тем животное остается бодрым и адекватно реагирует на пищевые условные и безусловные раздражители. Сохранными остаются и ориентировочные реакции. Таким образом, аминазин избирательно подавляет лишь оборонительное мотивационное возбуждение, не затрагивая пищевого и ориентировочного.

В то же время уретановый наркоз избирательно подавляет ЭЭГ-активацию, возникающую при ориентировочном рефлексе.

В ЭЭГ уретановой кошки возбуждение, вызванное болевым раздражением, выражается не в появлении тета-ритма, а в ЭЭГ-десинхронизации, локализованной в задних отделах коры. А возбуждение, вызванное голодом, — появлением десинхронизации, но только в передних отделах коры. Инъекция аминазина устраняет болевую десинхронизацию и не влияет на голодную ЭЭГ-десинхронизацию уретановой кошки. Последнюю можно было устранить, лишь насытив голодное животное, введя в полость рта или в желудок молоко или сделав инъекцию глюкозы. Такой же эффект можно вызвать коагуляцией латерального гипоталамуса (центра голода) или тормозным воздействием на него через анод. Отключение латерального гипоталамуса через анодизацию устраняет ЭЭГ-десинхронизацию только в передних отделах коры и не влияет на десинхронизацию оборонительной природы, которая в результате длительного голодания обычно развивается в теменных и затылочных отделах коры.

Выделенные типы ЭЭГ-активации отражают особенности, специфику мотивационных состояний. Они получены в опытах, в которых животные были сильно ограничены в движениях и не могли осуществлять целенаправленное поведение. В условиях же свободного передвижения при реализации пищедобывательного поведения или избегания наказания ЭЭГ-картина

существенно меняется, так как в ней начинает отражаться преимущественно поисковое поведение. Лишь в условиях свободного передвижения мотивационное состояние (I фаза) может перейти в целенаправленное поведение (II фаза). С переходом от I ко II фазе мотиваций картина электрической активности мозга существенно изменяется.

К.В. Шулейкина исследовала у котенка электроэнцефалографические корреляты пищевого поведения. ЭЭГ выражением пищевой потребности является появление в ЭЭГ высокочастотных колебаний с частотой 30-60 в 1 с, во время же поиска пищи в ЭЭГ доминируют высокоамплитудные медленные веретена с частотой 3-6, 6-8 в 1 с. В момент схватывания соска эти веретена становятся особенно регулярными. А с началом сосания наблюдается уменьшение их амплитуды.

Интенсивная и разнообразная двигательная активность во время поисковой фазы у самых различных животных обычно сопровождается усилением тета-активности. По данным ряда исследователей, отдельные полосы тета-ритма связаны с различными фрагментами двигательного поведения. Дж. Грей выделяет три частотные зоны в тета-ритме. Ритм с частотой 8-10 в с он наблюдал во время движения крысы к цели, асреднечастотный тета-ритм (от 6 до 7,5 в 1 с) — при замирании животного в ситуации вынужденного ожидания перед движением к цели. Низкочастотный тета-ритм (5-6 в 1 с), по его данным, возникает во время завершающих консуматорных движений (поглощения пищи и т. д.). К. Вандервольф, Г.Г. Гасанов, Э.М. Меликов предпочитают говорить о двух частотных полосах гиппокампального тета-ритма, связывая высокочастотный тета-ритм с осуществлением произвольных движений, с формированием условнорефлекторных актов, направленных в сторону пусковых и обстановочных стимулов. Низкочастотный тета-ритм
283
рассматривается как готовность к удовлетворению биологической потребности.

Таким образом, мотивационное состояние и целенаправленное поведение как две фазы мотивации представлены различными типами электрической активности мозга.

Обе фазы мотивации хорошо вписываются в структуру поведенческого акта П.К. Анохина. Они связаны с различными его стадиями: стадией афферентного синтеза, где ведущая роль принадлежит мотивационному возбуждению, и стадией формирования акцептора результатов действия.

Следует отметить, что для западных исследователей характерно несколько иное употребление таких понятий, как потребность и мотивация. По существу, термин «потребность» используется для обозначения биологических потребностей, т. е. голода, жажды, полового влечения и т. п., которые возникают с определенным интервалом и при благоприятных условиях могут удовлетворяться на ранних стадиях, до того как они достигнут угрожающих размеров. Для объяснения более сложных видов поведения, которые возникают скорее спонтанно, чем регулярно, и зависят от случайных внешних факторов, обычно используется термин «мотивация». Советские исследователи различают социальные и высшие человеческие потребности, в том числе идеальные: познания, творчества, и признают, что каждая мотивация имеет в своей основе актуализацию определенной потребности.

§ 2. Общие свойства различных видов мотивации

Несмотря на то, что виды мотивации различаются своей направленностью и способами удовлетворения потребности, всем им присущи некоторые общие черты.
284
1. Во время любой мотивации наблюдается *активация моторной системы,* хотя разные формы мотивации реализуются в разных паттернах двигательного возбуждения. Увеличивается средний уровень двигательной активности. Возрастает двигательная реактивность на сенсорные стимулы. Индифферентные раздражители приобретают способность стимулировать животное к движению. Возрастание моторной активности свойственно голоду, ярости и страху, любопытству. Единственным исключением, по-видимому, является пассивный страх, когда животное замирает на месте.

2. *Повышение тонуса симпатической системы,* выражающееся в вегетативных реакциях: росте частоты сердцебиения, артериального давления, возникновении сосудистых реакций, изменении проводимости кожи. Активация симпатической системы расширяет сосуды в скелетных мышцах, что обеспечивает увеличение притока кислорода к работающим мышцам. Повышение симпатического тонуса осуществляется через нисходящие пути, идущие от лимбической системы,

гипоталамуса.
3. *Рост активации афферентных систем,* позволяющий животному с большей легкостью выявлять биологически значимые и сигнальные раздражители в окружающей среде. Это выражается в снижении сенсорных порогов, в усилении ориентировочных реакций. В ЭЭГ появляется десинхронизация как отражение усиления активирующих влияний, восходящих к коре от активирующей ретикулярной системы.
4. *Возрастание поисковой активности* (II фаза мотивации), которая носит целенаправленный характер.
5. *Актуализация памяти* является необходимым звеном для реализации поискового целенаправленного поведения, прежде всего образов цели и возможных способов их достижения.
285
6. *Изменения в ЭЭГ,* в которых отражается специфика мотивационного состояния.
7. Непременным проявлением мотивации является *возникновение субъективных эмоциональных переживаний.* Несмотря на то, что субъективные переживания страха, голода и других состояний различаются, их объединяет то, что все они относятся к переживанию с отрицательным эмоциональным знаком. Отрицательный эмоциональный тон — наиболее типичная форма субъективного отражения мотивации. Вместе с тем существует и другой класс субъективных переживаний с положительным знаком, который характеризует особую группу мотиваций: поведение любознательности, стремление к творческой активности.

§ 3. Мотивация как доминанта

Мотивационное возбуждение, побуждающее к определенному целенаправленному поведению, обнаруживает свойство инертности. Оно длительно сохраняется, пока не будет удовлетворена породившая его потребность. Все посторонние раздражители только усиливают его, тогда как все другие виды деятельности подавляются мотивацией, которая реализуется в данном поведении. *Мотивационное возбуждение, которое реализуется в поведении,* получило название *доминирующей мотивации.* По этим свойствам мотивационное возбуждение тождественно явлению доминанты А.А. Ухтомского [45].
Сходство мотивационного возбуждения с доминантой проявляется не только на поведенческом уровне. Применение нейрофизиологических методов показало, что во время мотивационного возбуждения и доминанты наблюдаются сходные изменения как в электрической активности мозга, так и в реакциях нейронов.
286
Наиболее перспективным оказалось изучение моделей доминанты, создаваемых электрической или химической стимуляцией структур мозга. В.С. Русиновым [34] при создании *искусственной доминанты.* использовалась анодная поляризация поверхности коры или воздействия на нее пульсирующим током. В этих опытах электрод с пульсирующим током обычно прикладывался к моторной коре. Сила тока была подпороговой и не вызывала движения конечности. Однако если к этой стимуляции добавить подпороговое болевое раздражение, то можно обнаружить, что пульсирующий подпороговый ток приобретает способность вызывать двигательные реакции животного, которые следуют в его ритме. Пульсирующие движения сохраняются в течение некоторого времени и после отключения токового раздражения. Это указывает, что в моторной коре создан очаг повышенной возбудимости со всеми свойствами доминанты (инертностью и способностью усиливаться за счет других возбуждений). В случае, когда доминанта в моторной коре создается с помощью анодной поляризации, показателем ее сформированности служит появление двигательных реакций конечности животного на индифферентные стимулы (звук, свет).
С возникновением искусственной доминанты растет негативность постоянного потенциала, регистрируемого от коры больших полушарий. Аналогичное изменение постоянного потенциала коры возникает во время ЭЭГ-реакции активации. Так его можно зарегистрировать от коры животного во время ориентировочного рефлекса, а также в ответ на электрическую стимуляцию активирующей ретикулярной формации среднего мозга и неспецифического таламуса. Возрастание негативности постоянного потенциала (ПП) можно получить и стимуляцией мотивационных Центров гипоталамуса, вызывающей у животных мотивационное целенаправленное поведение.
287
Таким образом, сходное возрастание негативности ПП во время искусственной доминанты и мотивации указывает на повышение возбудимости структур мозга — свойство, которое, по А.А.

Ухтомскому, характерно для каждой естественной доминанты.

Сама анодная поляризация коры меняет не только фоновую активность, но и реакции нейронов на стимулы. У ранее ареактивных нейронов в ответ на световые раздражения возникают реакции учащения спайков, увеличивается интенсивность реакции у ранее реагировавших нейронов, тормозные реакции нейронов сменяются на возбудительные. Аналогичные изменения нейронов коры наблюдаются при электрической стимуляции мотивационных центров гипоталамуса. По данным Ю.Н. Хаютина, электрическая стимуляция центра голода в гипоталамусе сопровождается ростом лабильности у нейронов зрительной коры. Они начинали воспроизводить своими ответами более высокую частоту световых мельканий, чем раньше. Таким образом, у нейронов, охваченных мотивационным возбуждением, так же как и находящихся в центре доминанты, растет *возбудимость* и *лабильность.*

Показано, что доминирующее мотивационное возбуждение существенно изменяет интегративные свойства нейронов различных структур мозга и прежде всего их конвергентные способности.

Под влиянием электрической стимуляции гипоталамического центра голода, инициирующей мотивационное пищевое поведение, большинство нейронов сенсомоторной коры кролика, ранее не реагировавшие на световые, звуковые, гуморальные, а также биологически значимые раздражения, приобретали способность реагировать на эти раздражения. Только небольшое число нейронов не изменяет конвергентные свойства или даже снижает их. Анодическая поляризация латерального гипоталамуса вызывает противоположный

288

эффект — ухудшение конвергентных свойств нейронов. Это говорит о том, что конвергентные свойства нейронов коры в значительной степени зависят от восходящих активирующих влияний гипоталамуса. Сходные изменения у нейронов обнаружены и при искусственной доминанте.

Усиление *конвергентных способностей нейронов* объясняет такие свойства доминанты, как ее повышенная возбудимость и способность суммировать приходящие возбуждения.

Доминирующая мотивация сходна с доминантой также тем, что она имеет в своей основе возбуждение некоторой функциональной констелляции центров, расположенных на различных уровнях центральной нервной системы. К.В. Судаков [44] выделяет корково-подкорковый уровень интеграции мотивационного возбуждения. В этой интеграции одни структуры избирательно возбуждены, другие заторможены. При пищевой мотивации кролика, вызванной электрической стимуляцией так называемого центра голода латерального гипоталамуса, по данным К.В. Судакова, передние отделы сенсомоторной коры, где обычно и локализована голодная ЭЭГ-активация, оказывают тормозное влияние на инициативные центры голода латерального гипоталамуса, тогда как затылочная кора и ретикулярная формация среднего мозга, наоборот, активируют гипоталамический центр голода.

При оборонительной мотивации у кролика, вызванной электрическим раздражением вентромедиального гипоталамуса, сенсомоторные и затылочные отделы коры, в которых появляется тета-ритм, как ЭЭГ-паттерн оборонительного возбуждения, также оказывают тормозные влияния на свой инициативный мотивационный центр гипоталамуса.

Интегративный корково-подкорковый комплекс Мотивационного возбуждения активируется либо

289

метаболической потребностью, либо специальными (ключевыми) стимулами, а у человека и социально значимыми. На уровне нейронов интеграция различных образований мозга в единую систему определенной биологической мотивации проявляется в появлении у нейронов общего единого ритма. По данным К.В. Судакова [44], во время различных форм мотивации (пищевой, оборонительной) у многих нейронов в самых разных структурах мозга регистрируется ритмическая активность в виде пачек спайков, регулярно следующих с интервалом около 150 мс. Пачечный тип активности с одним общим ритмом у многих нейронов рассматривается как механизм установлении межцентральных связей.

Согласно А.А. Ухтомскому, усвоение единого ритма нервными центрами *(принцип изолабильности)* является механизмом их объединения в единую функциональную констелляцию. Эта точка зрения разделяется многими исследователями. Значительный вклад в развитие идеи А.А. Ухтомского об изолабильности как основном механизме установления корковых взаимосвязей внес М.Н. Ливанов [22]. Им было показано существование положительной корреляции между скоростью выработки условного двигательного рефлекса на свет и степенью синхронности ритмических потенциалов в зрительной и двигательной корковых областях, т. е. в структурах, заинтересованных в формировании данного условного рефлекса. Синхронизация

потенциалов различных структур мозга кролика увеличивается и при формировании временных связей, особенно на начальных этапах этого процесса. М.Н. Ливанов указывает на особую роль в этом процессе тета-ритма.
Возрастание синхронизации электрической активности коры и подкорки было отмечено для ориентировочного рефлекса. Электрическое раздражение активирующей ретикулярной формации и гипоталамуса
290
также порождает высокую синхронизацию электрической активности коры и подкорковых образований, а также различных областей коры головного мозга на частоте тета-ритма у кролика. Со сном синхронизация в электрической активности коры и подкорковых структур падает.
Взаимодействие различных видов поведения строится на основе открытого А.А. Ухтомским принципа доминанты.
В каждый данный момент времени деятельность организма определяется доминирующей в плане выживания и адаптации мотивацией. После завершения одного мотивированного поведения организмом завладевает следующая ведущая по социальной и биологической значимости мотивация. Ведущая мотивация подчиняет себе все другие. При формировании доминирующего поведения внутреннее состояние животного и человека и внешние стимулы нередко могут приходить в столкновение. Наиболее отчетливо это выступило при изучении роли обстановочной афферентации.
В опытах X. Дельгадо с телеметрическим управлением поведением животных посредством электрической стимуляции через вживленные в мозг электроды показано, что поведение, вызываемое электрическим раздражением структур мозга, зависит также и от той среды, в которой содержится животное. В лабораторных условиях электрическая стимуляция латерального гипоталамуса обычно вызывает стандартную пищевую реакцию (поедание пищи) даже у сытого животного. Однако эта же стимуляция у обезьяны, содержащейся среди своих сородичей, может вызвать совсем другое поведение: оборонительное или половое. И это зависит от того, какое поведение демонстрируют другие особи стада. т. е. возбуждение, возникающее на обстановку, может оказаться более сильным,
291
нежели то, которое вызывается электрической стимуляцией «центра голода». Доминирует и усиливается за счет других очагов возбуждения либо возбуждение, вызванное электрической стимуляцией мотивационного центра, либо возбуждение от внешних раздражителей. Возбуждение, которое станет доминирующим, и определит, какое поведение будет осуществлено.

§ 4. Нейроанатомия мотивации

Эксперименты на животных с электрической стимуляцией и разрушением ядер гипоталамуса показали, что регуляция пищевой, питьевой, оборонительной мотивации осуществляется взаимодействием латерального и вентромедиального отделов в задней области гипоталамуса. Удобный объект наблюдения — коза. Сытая коза — спокойна, апатична. При раздражении латерального гипоталамуса (центра голода) возникает двигательное беспокойство и поисковое поведение: животное осматривается, хватает за одежду стоящих поблизости людей. При появлении пищи жадно ее ест. Но стоит убрать корм, вновь проявляет двигательное беспокойство, поисковое поведение. С прекращением раздражения животное вновь погружается в состояние апатии. При раздражении вентромедиального гипоталамуса, где расположен «центр насыщения», давно не кормленная, голодная коза становится апатичной, перестает есть, отворачивается от пищи, ложится. По прекращении раздражения животное сразу же возвращается к еде.
Опыты с разрушением структур гипоталамуса проводились главным образом на крысах. При повреждении латерального гипоталамуса возникает поведение сытости. Крыса теряет интерес к еде, и, как следствие этого, — афагия, хотя исполнительный пищевой
292
рефлекс сохраняется. Если пищу положить в рот, животное прожует ее и проглотит. Электрическое повреждение вентромедиального гипоталамуса приводит к гиперфагии: животное начинает есть больше, чем до операции, и прибавляет в весе.
Со временем теория регуляции мотивации, базирующаяся на представлении о реципрокных взаимоотношениях двух центров, была поставлена под сомнение, так как основные результаты о существовании системы двух центров были получены с помощью методов электрической стимуляции и разрушения структур гипоталамуса. В этих случаях не исключается, что

вызываемые эффекты обусловлены не столько воздействием на изучаемую структуру, сколько на проходящие через нее волокна.

Однако изучение нейронной активности гипоталамуса, а также создание новых методов разрушения только клеточных структур при сохранности проводящих путей позволили реабилитировать *мотивационную теорию двух центров.* Дж. Гроссман и Я. Гроссман вводили в латеральный гипоталамус каиновую кислоту, которая избирательно разрушала тела нейронов и оставляла интактными нервные волокна. Они получили у животного афагию, что подтвердило концепцию о существовании в латеральном гипоталамусе центра, контролирующего голод.

Недавно Ю. Оомура с сотрудниками применили другую кислоту (ибаиновую, которая менее токсична, чем каиновая) для разрушения тел клеток в вентромедиальном таламусе и смогли получить гипертрофию и ожирение у крыс. Это еще более подкрепило идею существования в гипоталамусе двух центров, контролирующих пищевое поведение. Нейроны двух областей гипоталамуса одинаково нужны для нормального пищевого поведения. По данным Ю. Оомура, при высокой пищевой мотивации сильно активизируются

293

нейроны латерального гипоталамуса, а при насыщении — вентромедиального гипоталамуса.

В латеральном гипоталамусе выявлены *глюкозочувствительные нейроны,* которые в ответ на электро-форетическое подведение к ним глюкозы, пропорционально дозе, тормозят свою активность без изменения сопротивления мембраны. В вентромедиальном гипоталамусе найдены *глюкозорецептивные нейроны.* На глюкозу они реагируют противоположно — в соответствии с величиной дозы увеличивают частоту разрядов, при этом сопротивление мембраны нейронов растет. Противоположные изменения активности нейронов глюкозорецептивной и глюкозочувствительной систем являются прямым доказательством того, что пищевая мотивация на уровне гипоталамуса регулируется реципрокными механизмами двух центров в латеральном и вентромедиальном отделах гипоталамуса.

Пищевое поведение регулируется гуморальными и нервными механизмами. Их интеграция осуществляется в хемочувствительных нейронах гипоталамуса: глюкозочувствительных и глюкозореактивных нейронах. Эти нейроны обладают мультимодальной чувствительностью: к глюкозе, сахарным кислотам, свободным жирным кислотам, катехоламину, опиатам, инсулину, глюкогену и другим эндогенным химическим соединениям, кроме того, они реагируют на внешние сенсорные раздражения.

Глкюкозочувствительные нейроны латерального гипоталамуса у обезьяны реагируют учащением спайков на вид и запах пищи, на вид шприца с глюкозой, на скорлупу ореха. Их активность модулируется пищевой мотивацией. Реакции этих нейронов на натуральные пищевые стимулы могут быть зарегистрированы только у голодной обезьяны. Введение глюкозы снижает их реактивность. По данным Е. Роллса, реакция

294

нейронов, реагирующих на вид пищи (через 15-200 мс), предшествует реакциям других нейронов, которые реагируют на прием пищи (300 мс). При этом обнаружены нейроны, реагирующие только на вид пищи или только на вид воды.

Глюкозочувствительные нейроны латерального гипоталамуса вовлекаются в процессе пищедобывательного поведения. У обезьян их активность резко возрастает за 2-0,8 с перед нажатием на рычаг для получения пищи и подавляется во время движения и следующего за ним подкрепления.

Эти нейроны одновременно чувствительны к НА и опиатам. Помимо глюкозочувствительных нейронов в латеральном гипоталамусе обнаружены глюкозонечувствительные нейроны. Они активируются во время пищедобывательного поведения, однако их реакции совпадают с движениями, а не предшествуют им. По Ю. Оомура, эти нейроны также распознают ключевые экстероцептивные раздражители и принимают участие в реализации движений. Они чувствительны к ДА. Полагают, что глюкозонечувствительные нейроны играют роль в интеграции внешней информации, тогда как глюкозочувствительные нейроны участвуют в интеграции внутренней информации и восприятии подкрепления.

Сейчас можно считать установленным, что реакции агрессивно-оборонительного типа также регулируются взаимодействием вентромедиальной и латеральной областей гипоталамуса через центральное серое вещество среднего мозга. Его повреждение либо сильно повышает порог электрического раздражения гипоталамуса для вызова реакции ярости, либо полностью блокирует ее. При электрическом раздражении Центрального серого вещества развивается сильно

выраженная реакция ярости. Д. Адамсом в этой структуре обнаружены командные нейроны, запускающие

295

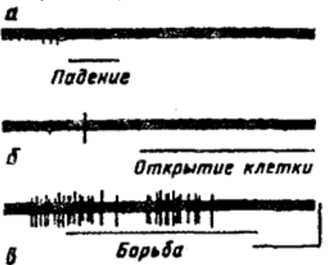
реакцию агрессии и не возбуждающиеся при других реакциях (рис. 33).

Исследователи говорят о различных видах агрессивности в зависимости от ее направленности на борьбу за самку, за место в групповой иерархии, за территорию, за самосохранение. Предполагается, что реализация этих разных форм агрессивного поведения обеспечивается различными участками в гипоталамусе.

Поведение бодрствование—сон также обеспечивается системой двух центров. Уже К. Экономо на основе клинических наблюдений больных с повреждениями различных участков гипоталамуса предположил, что центр бодрствования локализован в заднем, а центр сна в его переднем отделах. С. Рэнсон, производя локальные повреждения различных участков гипоталамуса, подтвердил это мнение. В настоящее время считают, что гипоталамус является критической зоной для регулирования цикла бодрствование—сон. Это мнение подтверждается и тем, что как высокочастотное, так и низкочастотное электрическое раздражение преоптической области гипоталамуса вызывает синхронизацию

Рис. 33. **Реакция нейрона «агрессии» в центральном сером веществе;**

а — клетка молчит, когда кошку поднимают и роняют на пол; *б* — нейрон разряжается только один раз, когда между кошками нет преграды, но борьбы нет; *в* — нейрон генерирует частые спайки во время драки кошек; калибровка: 100 мкв, 1 мс *(по Д.Адамсу, 1968)*



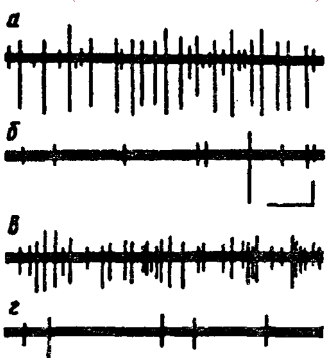
296

электроэнцефалограммы и поведенческий сон. Противоположный эффект — поведенческое и электроэнцефалографическое пробуждение Т.Н. Ониани наблюдал при раздражении заднего гипоталамуса. Это позволяет предположить наличие реципрокного взаимоотношения между передней и задней областями гипоталамуса и его значение для регуляции чередования различных фаз цикла бодрствование—сон.

По данным Т.Н. Ониани, в цикле бодрствование— сон мультинейронная активность ретикулярной формации (активирующей системы) и преоптической области гипоталамуса (тормозной системы) меняется реципрокно (рис. 34). Представление о существовании двух центров, регулирующих цикл бодрствование— сон, согласуется с данными В. Гесса. Он показал, что раздражение задней области гипоталамуса вызывает симптомы, характерные для активации симпатической

Рис. 34. **Реципрокные отношения мультинейронной активности ретикулярной формации и преоптической области гипоталамуса в различных фазах цикла «бодрствование— сон».**

Активность нейронов ретикулярной формации во время бодрствования *(а)* и во время медленно-волновой фазы сна *(б),* активность нейронов преоптической области во время медленного сна *(в)* и во время бодрствования *(г);* калибровка: 40 мкв, 50 мс *(по Т.Н. Ониани, 1983)*



297

нервной системы (эрготропная система). На раздражение зоны в преоптической области и переднем гипоталамусе возникают симптомы, характерные для активации парасимпатической нервной системы (трофотропная система). Сами зоны находятся в реципрокном взаимоотношении.

Однако *гипоталамус* занимает лишь низший уровень в лимбической системе, обеспечивающей регуляцию мотивационного поведения. В частности, он находится, под контролем *миндалины* (амигдалы). Базолатеральная область миндалины тормозит пищевое поведение, по-видимому, через вентромедиальный гипоталамус («центр насыщения»). На это указывает увеличение активности нейронов этой области гипоталамуса при стимуляции латерального ядра амигдалы. Дорзомедиальная миндалина оказывает на пищевое поведение облегчающее влияние прямо через активацию латерального гипоталамуса либо через торможение вентромедиального гипоталамуса, в результате чего имеет место высвобождение латерального гипоталамуса от тормозящего влияния со стороны вентромедиального ядра.

Функции, осуществляемые миндалиной, в большей мере зависят от факторов внешней среды и ситуации удовлетворения потребностей, чем функции гипоталамуса. Миндалина скорее важна для различения вкусной и невкусной, новой и знакомой пищи, т. е. для формирования ответов на экстероцептивные пищевые стимулы.

Согласно П.В. Симонову [36], главная функция миндалины — выделение доминирующей потребности, подлежащей первоочередному удовлетворению. Экспериментальным подтверждением этого положения является нарушение после двустороннего разрушения миндалин, выработки у крыс условнорефлекторного переключения разнородных рефлексов, по

298

Э. А. Асратяну (когда один и тот же сигнал утром подкрепляется пищей, а вечером — болевым раздражением). П.В. Симонов полагает, что выбор поведения осуществляется «взвешиванием» конкурирующих эмоций, порожденных конкурирующими потребностями. Гипоталамус имеет тесные связи с *лобной корой,* которую, по-видимому, можно рассматривать как продолжение лимбической системы на корковом уровне. Во фронтальной коре найдены нейроны, по своим функциям сходные с глюкозочувствительными и глюкозонечувствительными нейронами латерального гипоталамуса. Нейроны ростральной дорзолатеральной префронтальной коры у обезьян преимущественно участвуют в процессах мотивации, а нейроны каудальной части — в сенсорном анализе вкуса и качества пищевого подкрепления.

§ 5. Нейрохимия мотивации

Объединение различных структур мозга в функциональную систему, обеспечивающую реализацию определенной мотивации, имеет свою нейрохимическую основу. На это указывают уже упомянутые данные П.К. Анохина о химической и ЭЭГ-специфичности мотивационного возбуждения в составе различных типов поведения.

Биохимической основой формирования мотиваций различного биологического качества является

несколько групп биологически активных веществ. Прежде всего это — *нейромедиаторы* (ацетилхолин, серотонин, дофамин, норадреналин и др.), которые выделяются нервными окончаниями и служат посредниками в процессе синаптической передачи. Другую группу составляют *гормоны,* секретируемые железами внутренней секреции, и *нейрогормоны,* вырабатываемые нейросекреторными клетками нервной ткани.

299

Гормоны и нейрогормоны поступают в кровь, гемолимфу, в тканевую и спиномозговую жидкость и оказывают дистантное длительное регулирующее действие на ЦНС и висцеральные органы. К последним относятся катехоламины (ДА, НА), серотонин, а также вещества полипептидной природы (вазопресин, окситоцин и др.). Большое внимание исследователей привлекают так называемые *нейропептиды* — особый класс веществ, обладающих исключительно высокой биологической активностью. Нейропептиды — относительно простые по своему строению соединения, состоящие из нескольких остатков аминокислот (от двух до нескольких десятков), синтезируются мозговой тканью (но и не только ею). Их главная особенность — полифункциональность: каждый нейропептид имеет необычайно широкий спектр действий, одновременно участвуя в регуляции множества мозговых функций. Полифункциональность, многоадресность пептидов позволяют им оказывать регулирующее влияние на организм в целом, захватывая как центральные, так и периферические механизмы, обеспечивая тем самым организацию целостных поведенческих актов. Частично это их свойство обусловлено их способностью взаимодействовать на субклеточно-молекулярном уровне с «классическими» нейромедиаторами и информационными макромолекулами (ДНК, РНК и белками). Отсюда *нейропептиды, по-видимому, могут быть универсальными механизмами интеграции, возникшими на самых ранних этапах эволюции.* Пептиды очень быстро распадаются в тканях. Длительность их жизни после высвобождения из мест синтеза или хранения измеряется минутами. Однако они способны вызывать отставленные эффекты, многие из которых обнаруживаются спустя несколько суток. По-видимому, пептиды могут запускать цепь каких-то процессов, которые развертываются уже без

300

их участия, т. е. в этих случаях пептиды выполняют лишь пусковую функцию.

Роль нейропептида в интеграции нервных образований в функциональную систему пищевого поведения показана К.В. Судаковым. В его опытах кроликам вживляли канюлю в левый боковой желудочек мозга, биполярные электроды в латеральный отдел гипоталамуса (центр голода) слева и вентромедиальное ядро гипоталамуса (центр оборонительных реакций) справа. Электрораздражение латерального отдела гипоталамуса вызывало у этих животных активное потребление пищи, а стимуляция вентромедиального ядра — пассивно-оборонительное поведение. Введение через канюлю в боковой желудочек 8-азагуа-нина и митомицина С блокировало стадию транскрипции (считывания) белков с рибонуклеиновой кислоты, а введение циклогексимида и пурацимина нарушало процесс транскрипции РНК с ДНК.

Прерывание синтеза белков в клетке на любой его стадии сопровождалось избирательным разрушением пищедобывательного поведения, вызываемого как естественным путем через пищевую депривацию, так и электрической стимуляцией «центра голода» в латеральном гипоталамусе. При этом не страдали оборонительные реакции кролика, вызываемые электрическим раздражением вентромедиального гипоталамуса. Через некоторое время происходило полное восстановление пищевых реакций на стимуляцию гипоталамуса, а также естественного пищевого поведения. Длительность периода восстановления (от 1 до 200 часов) зависела от дозы введенного блокатора.

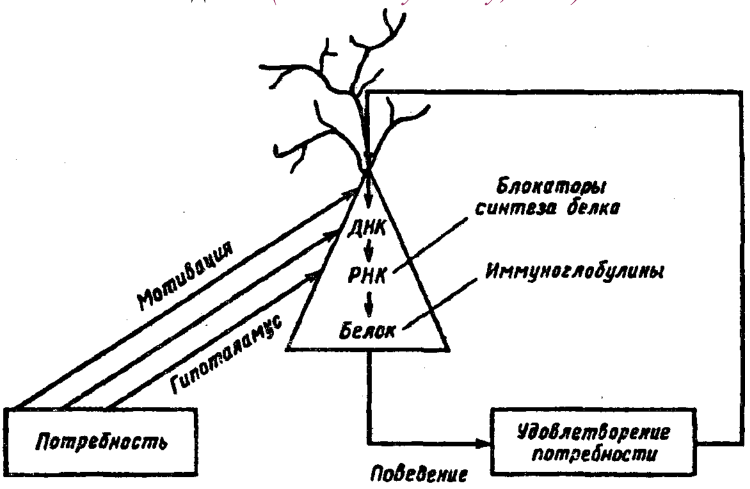
Далее животным, у которых отмечалось полное угнетение пищевого поведения на фоне блокады синтеза белков, дополнительно вводили различные нейропептиды (АКТГ; пептид, вызывающий дельта-сон;

301

октапептид холецистокина и пентогастрин). Оказалось, что только инъекция пентогастрина в дозе 1-2 мг/кг восстанавливает как естественное пищевое поведение, так и пищевые реакции, вызываемые электрической стимуляцией « центра голода». Сам пентогастрин блокируется антигастриновыми иммуноглобулинами (рис. 35). Исследователи полагают, что раздражение «центра голода» латерального отдела гипоталамуса и естественное пищевое возбуждение, по-видимому, активируют аппарат генетической памяти различных отделов ЦНС, в результате чего из клеток этих структур в межклеточное пространство выделяется пептидный фактор, имеющий

структуру, близкую к гастрину. И этот нейропептид, по-видимому, играет роль «тригера» для функциональной системы питания.

Рис. 35. **Регуляция пищевого мотивационного возбуждения на молекулярном уровне.** Возбуждение гипоталамуса с возникновением пищевой потребности активирует генный аппарат нейронов. В результате этого выделенный в межклеточную среду нейропептид (пентогастрин) вызывает пищедобывательное поведение *(по К. В. Судакову, 1986)*



302

Особая роль пентогастрина в инициации пищевого поведения показана и другими исследователями. Пентогастрин вызывает у накормленных кроликов дополнительный прием пищи. При этом нейроны латерального гипоталамуса начинают разряжаться ритмически с периодом 100-200 мс, т. е. их электрическая активность приобретает тип, характерный для состояния голода.

Высокая концентрация вещества пептидной природы обнаружена у человека и животных в области гипоталамуса и в структурах лимбической системы, что тоже указывает на участие нейропептидов в центральных механизмах биологических мотиваций.

Показано тормозное влияние ангиотензина II и пептида, вызывающего в ЭЭГ медленноволновый сон (дельта-сон), на оборонительные реакции, вызываемые электрической стимуляцией гипоталамуса, и на естественное оборонительное поведение кролика.

Внутривенное введение нейропептида — субстанции «Р» — на 35% повышает порог вызова оборонительных реакций при стимуляции вентромедиального ядра гипоталамуса. Ее внутрибрюшинное введение значительно уменьшает число внезапных смертей у крыс в условиях эмоционального стресса, порождаемого иммобилизацией животного.

Пищевая и питьевая мотивация возрастает под влиянием различных опиатов (нейропептидов), к которым относятся морфин и др. Антагонисты опиатов (налаксон, каптрексон) оказывают противоположный эффект — снижают потребление воды и пищи.

Глава XI. ЭМОЦИИ

В структуре мотивации особую функцию выполняет ее эмоциональный компонент. Эмоция, возникающая в составе мотивации, играет важную роль в определении направленности поведения и способов его реализации.

Эмоция — особая форма психического отражения, которая в форме непосредственного переживания отражает не объективные явления, а субъективное к ним отношение. Особенность эмоций состоит в том, что они непосредственно отражают значимость действующих на индивид объектов и ситуаций, обусловленную отношением их объективных свойств к потребностям субъекта. Эмоции выполняют функции связи между действительностью и потребностями.

Эмоции охватывают широкий круг явлений. Так, П. Милнер считает, что хотя и принято отличать эмоции (гнев, страх, радость и т. п.) от так называемых *общих ощущений* (голода, жажды и т. д.), тем не менее они обнаруживают много общего и их разделение достаточно условно. Одной из причин их различения является разная степень связи субъективных переживаний с возбуждением рецепторов. Так, переживание жары, боли субъективно связывается с возбуждением определенных рецепторов (температурных, болевых). На этом основании подобные состояния

обычно и обозначаются как ощущения. Состояние же страха, гнева трудно связать с возбуждением рецепторов, и поэтому они обозначаются как эмоции. Другая причина, по которой эмоции противопоставляются общим

304

ощущениям, состоит в нерегулярном их возникновении. Эмоции часто возникают спонтанно и зависят от случайных внешних факторов, тогда как голод, жажда, половое влечение возникают с определенными интервалами. Однако и эмоции, и общие ощущения возникают в составе мотивации как отражение определенного состояния внутренней среды, через возбуждение соответствующих рецепторов. Поэтому их различие условно и определяется особенностями изменения внутренней среды.

Вместе с тем существует и иная точка зрения. Так, П. Фресс считает, что, хотя и существует единый континуум внутренних переживаний — от слабых чувств к сильным, только сильные переживания могут быть названы эмоциями. Их отличительной чертой является дезорганизующее влияние на текущую деятельность. Именно эти сильные чувства и обозначаются как эмоции. Эмоции развиваются, когда мотивация становится слишком сильной по сравнению с реальными возможностями субъекта. Их появление ведет к снижению уровня адаптации. Согласно этой точке зрения эмоции — это страх, гнев, горе, иногда радость, особенно чрезмерная радость. А удовольствие уже не является эмоцией. Хотя, как в случае сексуального удовольствия, оно может сопровождаться весьма интенсивными вегетативно-соматическими реакциями. Так, радость может стать эмоцией, когда из-за ее интенсивности мы теряем контроль над собственными реакциями: свидетельством тому являются возбуждение, бессвязная речь и даже безудержный смех. Такое сужение понятия эмоции соответствует представлению, выраженному в активационной теории Д. Линдсли, согласно которой эмоции соответствуют локальному участку на верху шкалы активации с наиболее высоким ее уровнем. Их появление сопровождается ухудшением выполняемой деятельности.

305

Не все субъективные переживания относятся к эмоциям и по классификации эмоциональных явлений А.Н. Леонтьева, Он различает три вида эмоциональных процессов: аффекты, собственно эмоции и чувства. *Аффекты* — это сильные и относительно кратковременные эмоциональные переживания, сопровождающиеся резко выраженными двигательными и висцеральными проявлениями. У человека аффекты вызываются как биологически значимыми факторами, затрагивающими его физическое существование, так и социальными, например, социальными оценками, санкциями. Отличительной особенностью аффектов является то, что они возникают в ответ на уже фактически наступившую ситуацию. В отличие от аффектов *собственно эмоции* представляют собой более длительное состояние, иногда лишь слабо проявляющееся во внешнем поведении. Они выражают оценочное личностное отношение к складывающейся или возможной ситуации. Поэтому они способны, в отличие от аффектов, предвосхищать ситуации и события, которые реально еще не наступили. Они возникают на основе представлений о пережитых или воображаемых ситуациях.

Третий вид эмоциональных процессов — это так называемые *предметные чувства.* Они возникают как специфическое обобщение эмоций и связаны с представлением или идеей о некотором объекте — конкретном или отвлеченном (например, чувство любви к человеку, к родине, чувство ненависти к врагу и т. д.). Предметные чувства выражают устойчивые эмоциональные отношения.

Таким образом, наименее ясным остается вопрос о взаимоотношении эмоций как более узкого класса явлений, характеризующихся яркостью субъективных переживаний, с теми переживаниями, эмоциональная насыщенность которых менее выражена.

306

Последние характерны для очень широкого класса состояний человека. Например, это переживания усталости, скуки, голода и т. д. Существуют ли эти две группы переживаний раздельно, или же для них имеется общий, единый нейрофизиологический механизм?

Ряд экспериментальных данных, полученных методами психосемантики, скорее говорят в пользу последнего предположения.

§ 1. Функции эмоций

Основное биологическое значение эмоционального переживания состоит в том, что, по существу, только оно позволяет животному и человеку быстро оценить свое внутреннее состояние,

возникшую потребность, а также возможности ее удовлетворения в результате уже совершенных действий. В самом деле, мы никогда не оцениваем истинную пищевую потребность в количестве белков, жиров, углеводов, витаминов, солей и т. д. Возникновения ощущения, переживания голода уже достаточно. Удовлетворение потребности также отражается и оценивается в эмоции. Например, в ощущении сытости. В процессе деятельности эмоциональные переживания закономерно сменяют друг друга.

Исследователи выделяют несколько функций эмоций: отражательную (оценочную), побуждающую, подкрепляющую, переключательную, коммуникативную.

Отражательная функция эмоций выражается в обобщенной оценке событий. Эмоции охватывают весь организм и тем самым производят почти мгновенную интеграцию, обобщение всех видов деятельности, которые им выполняются, что позволяет прежде всего определить полезность и вредность воздействующих на него факторов и реагировать прежде, чем будет определена локализация вредного воздействия.

307

Примером может служить поведение человека, получившего травму конечности. Ориентируясь на боль, человек немедленно находит такое ее положение, которое уменьшает болевые ощущения.

Отдельным подклассам эмоциональных явлений оценочная функция свойственна не в одинаковой степени [8]. Она более очевидна для таких переживаний, как гнев, ненависть, стыд, так как они непосредственно соединяются с реакциями, тогда как для переживаний удовольствия, страдания, радости, скуки не всегда удается определить их причины.

Эмоциональные оценочные способности человека формируются не только на основе опыта его индивидуальных переживаний, но и в результате эмоциональных сопереживаний, возникающих в общении с другими людьми, в частности через восприятие произведений искусства, средства массовой информации. Т. е. эмоциональный опыт человека гораздо шире, чем опыт его индивидуальных переживаний. И это один из факторов развития эмоциональной сферы человека.

Оценочная или отражательная функция эмоций непосредственно связана с ее *побуждающей функцией.* Согласно Оксфордскому словарю английского языка слово «эмоция» произошло от французского глагола «mouvoir», означающего «приводить в движение». Его начали употреблять в XVII в., говоря о чувствах (радости, желании, боли и т. д.) в отличие от мыслей. С.Л. Рубинштейн писал, что «...Эмоция в себе самой заключает влечение, желание, стремление, направленное к предмету или от него» [33, с. 489]. Эмоция выявляет зону поиска, где будет найдено решение задачи, удовлетворение потребности. Эмоциональное переживание содержит образ предмета удовлетворения потребности и свое пристрастное отношение к нему, что и побуждает человека к действию. Два класса эмоций, по В.К. Вилюнасу, ведущие и ситуативные

308

(или производные) — несут функцию побуждения. *Ведущее эмоциональное переживание,* направленное на предмет — цель поведения, удовлетворяющего потребность, инициирует само адаптивное поведение. *Ситуативные эмоциональные переживания,* возникающие В результате оценок результатов отдельных этапов поведения, также побуждают субъект действовать в прежнем направлении или менять тактику поведения, само поведение, средства достижения цели.

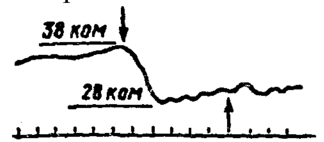
Анализируя ситуативные эмоции у человека, В.К. Вилюнас [8] выделяет *класс эмоций успеха — неуспеха* с тремя подгруппами: 1) констатируемый успех—неуспех; 2) предвосхищающий успех — неуспех и 3) обобщенный успех — неуспех. Эмоции, констатирующие успех — неуспех, отвечают на смену проб в поведении, обобщенная эмоция успеха — неуспеха возникает в результате оценки деятельности в целом. Предвосхищающие эмоции успеха — неуспеха формируются на основе констатирующих в результате ассоциации их с деталями ситуации, которая при повторном столкновении с ситуацией воспроизводится уже в качестве эмоций, предвосхищающих возможные удачи или затруднения.

Предвосхищающие эмоции успешно изучались в составе мыслительной деятельности при решении творческих задач (шахматных). *Эмоции предвосхищения* связаны с появлением переживания, догадки, появлением идеи решения, которая еще не вербализована. По данным О.К. Тихомирова, им соответствует резкое падение сопротивления кожи. Переход от идеи к конкретному действию осуществляется позже, с задержкой. На рис. 36 показан момент появления эмоционального решения (появление догадки) при игре в шахматы (падение сопротивления), которое опережает оформление замысла в речи на 4 с. Окончательное решение задачи осуществляется еще позже

309

Рис. 36. **КГР как выражение эмоциональной активации в структуре мыслительной деятельности.**

Внизу шкала времени с шагом 5 с, стрелкой вниз показан момент эмоционального решения задачи, стрелкой вверх — окончательное решение шахматной задачи *(по О.К. Тихомирову, 1984)*



(показано стрелкой). Рост же кожного сопротивления, которое может предшествовать «эмоциональному решению», исследователи связывают с эмоциональной оценкой появления противоречий, когда полученные результаты противоречат гипотезе. Таким образом, рост кожного сопротивления — эмоциональное предвосхищение перестройки в деятельности, требующей остановки, изменений деятельности, тогда как падение кожного сопротивления — эмоциональное предвосхищение правильного выбора направления поисков, действий.

В целом все три группы эмоций успеха — неуспеха выполняют регулирующую функцию в отношении деятельности. На основе эмоциональных оценок они побуждают человека к завершению выбранных действий или к отказу от них и поиску новых.

Изучение отражательной функции эмоции привело П.В. Симонова к разработке *потребностно-информационной теории,* согласно которой «эмоция есть отражение мозгом человека и высших животных какой-либо актуальной потребности (ее качества и величины) и вероятности (возможности) ее удовлетворения, которую субъект непроизвольно оценивает на основе врожденного и ранее приобретенного индивидуального опыта» [36, с. 63].

310

Согласно рассматриваемой концепции правило возникновения эмоций выражается в следующей структурной формуле: Э = (П, (Ин - Ис), ...), где Э — эмоция, ее степень, качество и знак; П — сила и качество актуальной потребности; (Ин - Ис) — оценка вероятности (возможности) удовлетворения потребности на основе врожденного и онтогенетического опыта; Ин — информация о средствах, прагматически необходимых для удовлетворения потребности; Ис — информация о существующих средствах, которыми реально располагает субъект. Согласно информационной теории эмоций положительные эмоции возникают в ситуации избытка прагматической информации по сравнению с ранее существующим прогнозом (при «мгновенном срезе») или в ситуации возрастания вероятности достижения цели (если генез эмоций рассматривать в его динамике). Отрицательные эмоции представляют реакцию на дефицит информации или на падение вероятности достижения цели в процессе деятельности субъекта.

П.В. Симонов [36] выделяет *подкрепляющую функцию эмоций.* Известно, что эмоции принимают самое непосредственное участие в процессах обучения и памяти. Значимые события, вызывающие эмоциональные реакции, быстрее и надолго запечатлеваются в памяти. Так, у сытой кошки нельзя выработать условные пищевые рефлексы. Для успешного обучения необходимо наличие мотивационного возбуждения, в данном случае отражающегося в чувстве голода. Однако соединение индифферентного раздражителя с голодовым возбуждением еще недостаточно для выработка условных пищевых рефлексов. Требуется третий компонент — воздействие фактора, способного удовлетворить существующую потребность, — пища. В опытах Т.Н. Ониани, который сочетал внешний стимул с электрическим раздражением лимбических структур мозга, вызывающим у сытой кошки

311

потребность в еде, удалось выработать только условную реакцию избегания и страха. А условных рефлексов еды получить не удалось. Главная причина — электрическая стимуляции лимбической структуры, использованная в качестве подкрепления, не содержала награды — удовлетворения потребности.

Также не удается выработать условнорефлекторный голод, если сочетать индифферентные раздражители — обстановочные сигналы с состоянием, вызываемым пищевой депривацией. У такого животного на обстановку эксперимента вырабатывается не поисковое пищевое поведение, а реакция страха и избегания. Т. ё. индифферентный стимул связывается с реакцией избегания, которой животное реагирует на ситуацию длительного голодания, так как эта реакция уменьшает страх.

Таким образом, реальным подкреплением для выработки условного рефлекса (классического и инструментального) является *награда.* Наградой голодному животному может быть пища. Само

болевое раздражение не является наградой, ее дает лишь освобождение, избегание его. Получение награды ассоциируется с возникновением положительных эмоций. Поэтому «только интеграция голодового возбуждения с возбуждением от фактора, способного удовлетворить данную потребность, т. е. механизм, генерирующий положительную эмоцию, обеспечивает выработку условного рефлекса» [36, с. 79]. Подкрепляющая функция эмоций наиболее успешно была исследована на экспериментальной модели *«эмоционального резонанса»,* предложенной П.В. Симоновым. Было обнаружено, что эмоциональные реакции одних животных могут возникать под влиянием отрицательных эмоциональных состояний других особей, подвергнутых воздействию электрокожного раздражения. Эта модель воспроизводит типичную для социальных взаимоотношений
312
ситуацию возникновения отрицательных эмоциональных состояний в сообществе и позволяет изучать функции эмоций в наиболее чистом виде без непосредственного действия болевых раздражителей. В опытах Л.А. Преображенской, в которых собака-«жертва» подвергалась наказанию электрическим током на глазах у собаки- « наблюдателя », у последней возрастала частота сердцебиения и увеличивалась синхронизация гиппокампального тета-ритма. Это указывает на появление у нее негативного эмоционального напряжения. В таких условиях собака-«наблюдатель» способна выработать избегательный инструментальный рефлекс (в виде подъема лапы), прекращающий подачу тока собаке-«жертве». Выработка такого инструментального рефлекса у собаки-«наблюдателя» сопровождается снижением у нее ЧСС и уменьшением гиппокампального тета-ритма, т.е. исчезновением отрицательного эмоционального состояния. Следовательно, предотвращение отрицательного эмоционального напряжения и служит той наградой, на которой и вырабатывается данный условный инструментальный рефлекс.

В естественных условиях деятельность человека и поведение животных определяются многими потребностями разного уровня. Их взаимодействие выражается в конкуренции мотивов, которые проявляют себя в эмоциональных переживаниях. Оценки через эмоциональные переживания обладают побуждающей силой и могут определять выбор поведения. Как было показано ранее на примере интеллектуальных эмоций, «эмоциональное предчувствие решения задачи» побуждает к завершению действий в выбранной зоне поиска, а «предчувствие противоречия» — к изменению этой зоны. По существу, эмоции успеха—неуспеха обладают способностью побуждать человека к переключению от одних действий к другим. В частности,
313
уже в этом выражается переключательная функция эмоций.

Переключательная функция эмоций особенно ярко обнаруживается при конкуренции мотивов, в результате которой определяется доминирующая потребность. Так, в экстремальных условиях может возникнуть борьба между естественным для человека инстинктом самосохранения и социальной потребностью следовать определенной этической норме, она переживается в форме борьбы между страхом и чувством долга, страхом и стыдом. Исход зависит от силы побуждений, от личностных установок.

По-видимому, можно говорить и о *коммуникативной функции эмоций.* Мимические и пантомимические движения позволяют человеку передавать свои переживания другим людям, информировать их о своем отношении к явлениям, объектам и т. д. Мимика, жесты, позы, выразительные вздохи, изменение интонации являются «языком человеческих чувств», средством сообщения не столько мыслей, сколько эмоций.

Большую роль в изучении экспрессивных движений сыграла опубликованная в 1872 г. работа Ч. Дарвина «Выражение эмоций у человека и животного». Сравнивая проявление эмоций у человека и у домашних животных, он пришел к заключению, что движения мышц, при помощи которых человек выражает свои эмоции, произошли от аналогичных двигательных актов наших предков.

Известно, что между эмоциями существует полярность. Например, радость и печаль, гнев и страх, интерес и отвращение, стыд и презрение. Согласно Ч. Дарвину, противоположные эмоции (например, антипатии и симпатии) могут выражаться противоположными движениями.

Современные исследователи согласны с Ч. Дарвином в том, что мимика возникла в эволюционном процессе и выполняет важную адаптивную функцию. В
314
ходе эволюции мимические сигналы развились в систему, позволяющую передавать информацию о «намерениях» или состоянии индивида и таким образом повышающую бдительность другого существа в окружающей его среде. Так испуганное лицо сигнализирует об опасности и о

намерении индивида спасаться бегством.
Существуют генетически заданные универсальные комплексы поведенческих реакций, выражающие возникновение основных фундаментальных эмоций. *Генетическая детерминированность экспрессивных реакций* подтверждается сходством выразительных мимических движений у слепых и зрячих (улыбка, смех, слезы). Различия в мимических движениях между слепыми и видящими маленькими детьми совсем незначительны. Однако с возрастом мимика зрячих становится более выразительной и генерализованной, *тогда как у* слепых она не только не совершенствуется, а даже регрессирует. Следовательно, *мимические движения имеют не только генетическую детерминанту, но и сильно зависят от обучения и воспитания.*
Физиологи нашли, что выразительные движения животных управляются самостоятельным нейрофизиологическим механизмом. Стимулируя электрическим током различные точки гипоталамуса у бодрствующих кошек, исследователи смогли обнаружить два типа агрессивного поведения: «аффективную агрессию» и «хладнокровное» нападение. Для этого они помещали кошку в одну клетку с крысой и изучали влияние стимуляции гипоталамуса кошки на ее поведение. При стимуляции одних точек гипоталамуса у кошки при виде крысы возникает аффективная агрессия. Она набрасывается на крысу с выпущенными когтями, шипением, т. е. ее поведение включает поведенческие реакции, демонстрирующие агрессию, которые обычно служат для устрашения в борьбе за
315
первенство или за территорию. При «хладнокровном» нападении, которое наблюдается при стимуляции другой группы точек гипоталамуса, кошка ловит крысу и хватает ее зубами без каких-либо звуков или внешних эмоциональных проявлений, т. е. ее хищническое поведение не сопровождается демонстрацией агрессии. Наконец, еще раз изменив локализацию электрода, у кошки можно вызвать поведение ярости без нападения. Таким образом, демонстративные реакции животных, выражающие эмоциональное состояние, могут быть включены в поведение животного, а могут и не быть использованы. Центры или группа центров, ответственных за выражение эмоций, находятся в гипоталамусе.
Коммуникативная функция эмоций предполагает наличие не только специального нейрофизиологического механизма, обусловливающего осуществление внешнего проявления эмоций, но и механизма, позволяющего читать смысл этих выразительных движений. И такой механизм найден. Исследование нейронной активности у обезьян показало, что в основе идентификации эмоций по мимике лица лежит активность отдельных нейронов, селективно реагирующих на эмоциональное выражение. Нейроны, реагирующие на лица с выражением угрозы, обнаружены в верхней височной коре и в миндалине у обезьян. Не все проявления эмоций одинаково легко индентифицируются. Легче распознается ужас (57% испытуемых), затем отвращение (48%), удивление (34%). По ряду данных, наибольшую информацию об эмоции содержит выражение рта. Идентификация эмоций возрастает вследствие научения. Однако некоторые эмоции начинают хорошо распознаваться уже в самом раннем возрасте. 50% детей в возрасте до 3 лет распознавали реакцию смеха на фотографиях актеров, а эмоцию боли в возрасте 5-6 лет.
316

§ 2. Физиологическое выражение эмоций

Эмоции выражаются не только в двигательных реакциях: мимике, жестах, но и в *уровне тонического напряжения мышц.* В клинике мышечный тонус часто используется как мера аффекта. Многие рассматривают повышенный мышечный тонус как показатель отрицательного эмоционального состояния (дискомфорта), состояния тревоги. Тоническая реакция диффузна, генерализована, захватывает все мышцы и тем затрудняет выполнение движений. В конечном счете она ведет к тремору и хаотичным, неуправляемым движениям.
Лица, страдающие от различных конфликтов и особенно с невротическими отклонениями, характеризуются, как правило, большей скованностью движений, чем другие. Р. Мальмо с сотрудниками показали, что мышечная напряженность у психических больных выше, чем в контрольной группе. Особенно она высока у психоневротиков с преобладанием патологической тревожности. Многие психотерапевтические приемы связаны со снятием этой напряженности, например, методы релаксации и аутогенной тренировки. Они учат расслабляться, в результате чего уменьшается раздражительность, тревожность и связанные с ними нарушения.

Г.Ю. Волынкина и Н.Ф. Суворов в составе мышечного тонуса выделили два компонента: эмоциональный и неэмоциональный. Они регистрировали ЭЭГ оральных мышц (орального полюса) — круговую мышцу рта, мышцу подбородка и дна рта до и после функциональной пробы — произнесение индифферентной или эмоционально значимой фразы. У психически здоровых лиц в состоянии тревоги (онкологические больные перед операцией) и у студентов в условиях эмоционального

317

напряжения перед экзаменами было зарегистрировано два эффекта: фоновый рост тонуса оральных мышц (1) и усиление их активности после функциональных нагрузок (2). По их данным, оба эффекта обнаруживают различную чувствительность к фармакологическим веществам, что указывает на их независимое происхождение, фенатин усиливает фоновую активность оральных мышц и не влияет на их тонус после произнесения эмоциональной фразы. Галантамин усиливает мышечный тонус орального полюса после функциональной пробы и не эффективен в отношении фоновой активности этих же мышц. Исследователи полагают, что *тонус оральных мышц после функциональной нагрузки отражает изменения эмоционального состояния* человека и зависит от структур лимбической системы. Однако знак эмоции по этому показателю дифференцировать не удается. *Фоновая мышечная активность орального полюса — показатель неэмоциональной активности.* Они полагают, что она управляется неспецифической системой таламуса.

Одним из наиболее чувствительных индикаторов изменения эмоционального состояния человека является его голос. Разработаны специальные методы, позволяющие по голосу распознавать возникновение эмоциональных переживаний, а также дифференцировать их по знаку (на положительные и отрицательные). Для этого голос человека, записанный на магнитную ленту, подвергается частотному анализу. С помощью ЭВМ речевой сигнал разлагается в частотный спектр. Установлено, что по мере возрастания эмоционального напряжения ширина частотного спектра произносимых слов и звуков расширяется и сдвигается в область более высокочастотных составляющих. При этом для отрицательных эмоций спектральная энергия имеет тенденцию концентрироваться в более низкочастотной части смещенного спектра, а для по-

318

ложительных эмоций — в его высокочастотной зоне. Эти сдвиги в спектре речевого сигнала специфическим образом связаны с эмоциями и не могут быть вызваны даже очень большой физической нагрузкой. По данным М.В. Фролова, применение этого метода позволяет в 90% случаев правильно определять увеличение эмоционального напряжения. Высокая чувствительность данного метода к изменениям эмоционального состояния, а также то обстоятельство, что он не требует контактных методов регистрации, делает его особенно перспективным для изучения состояний человека.

Важным компонентом эмоций являются изменения активности вегетативной нервной системы. Вегетативные проявления эмоций весьма разнообразны: изменение сопротивления кожи (КГР), частоты сердечных *ударов,* кровяного давления, расширение и сужение сосудов, температуры кожи, гормональный и химический состав крови и другие реакции. Известно, что во время ярости повышается уровень норадреналина к адреналина в крови, учащается ритм сердца, перераспределяется кровоток в пользу мышц и головного мозга, расширяются зрачки и т. д. Благодаря этим эффектам животное подготавливается к интенсивной физической деятельности, необходимой для выживания,

Однако попытка отнести все эти вегетативные реакции к показателям собственно эмоциональных состояний вызывает возражение, так как обнаружено большое сходство вегетативного реагирования при эмоциях и психическом напряжении с минимальной эмоциональной составляющей, например при решении арифметической задачи. По существу, многие вегетативные показатели сходным образом изменяются как под влиянием эмоционального, так и неэмоционального напряжения. Так, АД, ЧСС, КГР, частота

319

тремора, потоотделение в обоих случаях одинаково сдвигались в сторону увеличения.

Другим затрудняющим обстоятельством выделения вегетативных индикаторов собственно эмоций является то, что характер вегетативного реагирования по группе показателей существенно зависит от типа решаемой задачи, а также от индивидуальных особенностей субъекта. Так, при восприятии и анализе зрительного материала часто возникает снижение частоты сердечных сокращений и артериального давления, тогда как сосредоточенность на интеллектуальной деятельности сопровождается ростом ЧСС и АД. Независимо от характера решаемой задачи лица,

принадлежащие к так называемому коронарному типу «А», имеют тенденцию реагировать по симпатическому типу с учащением ЧСС и ростом АД, а лица типа «Б» — по парасимпатическому типу — снижением ЧСС и АД. По-видимому, может быть выделено два типа вегетативного реагирования, которые характеризуют стенические эмоции, т. е. те, которые возбуждают человека (радость, ненависть, гнев), и астенические, которые оказывают тормозной эффект (тоска, стыд, разочарование, боль). В основе этих двух групп эмоций, по-видимому, различное соотношение активности симпатической или парасимпатической систем. Какой тип вегетативных реакций появится, зависит от решаемой задачи и от индивидуальных свойств субъекта.

Особую группу эмоциональных реакций составляют изменения биотоков головного мозга. Физиологи считают, что у животных ЭЭГ-коррелятом эмоционального напряжения является ритм настораживания (или гиппокампальный тета-ритм), пейсмекер которого расположен в перегородке. Его усиление и синхронизация наблюдаются при появлении у животного оборонительного, ориентировочно-исследовательского поведения. Гиппокампальный тета-ритм усиливает-

320

ся также во время парадоксального сна, одной из особенностей которого является резкое возрастание эмоциональной напряженности [27]. У человека такого яркого ЭЭГ-показателя эмоционального состояния, каким является гиппокампальный тета-ритм животного, найти не удается. Ритм, подобный гиппокампальному тета-ритму, у человека вообще плохо выражен. Лишь во время выполнения некоторых словесных операций и письма в гиппокампе человека удается наблюдать возрастание регулярности, частоты и амплитуды тета-ритма.

Эмоциональные состояния человека находят отражение в ЭЭГ скорее всего в изменении соотношения основных ритмов: дельта, тета, альфа и бета. Изменения ЭЭГ, характерные для эмоций, наиболее отчетливо возникают в лобных областях. По некоторым данным у лиц с доминированием положительных эмоций регистрируются альфа-ритм и медленные составляющие ЭЭГ, а у лиц с преобладанием гнева — бета-активность.

П.Я. Баланов, В.Л. Деглин и Н.Н. Николаенко для регуляции эмоциональных состояний у больных применяли электросудорожную терапию методом униполярных припадков, которые вызываются наложением электрораздражения на одну сторону головы — правую или левую. Они нашли, что положительные эмоциональные состояния коррелируют с усилением альфа-активности в левом полушарии, а отрицательные эмоциональные состояния — с усилением альфа-активности в правом и усилением дельта-активности в левом полушарии.

Выявление ЭЭГ-индикаторов эмоциональных состояний сталкивается с необходимостью дифференцировать их от изменений ЭЭГ, возникающих при неэмоциональных нагрузках, которые нередко сопровождаются сходными изменениями частотного спектра ЭЭГ.

321

По некоторым данным, появление эмоциональных состояний сопровождается изменениями электрической активности миндалины. У пациентов с вживленными электродами в миндалину при обсуждении эмоционально окрашенных событий обнаружено усиление в ее электрической активности высокочастотных колебаний. У больных с височной эпилепсией, для которых характерны выраженные эмоциональные нарушения в виде повышенной раздражительности, злобности, грубости, в дорзомедиальной части миндалины зарегистрирована эпилептическая электрическая активность. Разрушение этого отдела миндалины делает пациента неагрессивным.

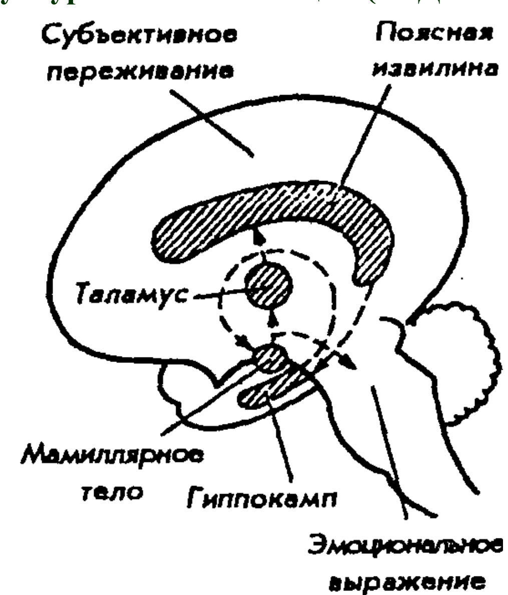
§ 3. Нейроанатомия эмоций

Сведения об анатомическом субстрате развития тех или других эмоций обычно черпаются из опытов с разрушением и стимуляцией различных отделов мозга, а также из изучения функций мозга человека в клинике в связи с операциями на мозге и проведением различных лечебных процедур.

Первая наиболее стройная концепция, связывающая эмоции с функциями определенных структур мозга, была опубликована в 1937 г. и принадлежит американскому невропатологу Дж. Пейпецу. Изучая эмоциональные расстройства у больных с поражением гиппокампа и поясной извилины, он выдвинул гипотезу о существовании единой системы, объединяющей ряд структур мозга и образующей мозговой субстрат для эмоций. Эта система представляет замкнутую цепь и включает: гипоталамус — передневентральное ядро таламуса — поясную извилину — гиппокамп — мамиллярные ядра гипоталамуса. Она получила название круга Пейпеца (рис. 37). Позднее П. Мак-Лин в 1952 г., учитывая, что поясная извилина как бы окаймляет основание переднего мозга,

322

Рис. 37. **Структурная основа эмоций (по Дж. Пейпецу, 1937)**



предложил назвать ее и связанные с ней другие структуры мозга лимбической системой (limbus — край). Источником возбуждения для этой системы является гипоталамус. Сигналы от него следуют в средний мозг и нижележащие отделы для инициации вегетативных и моторных эмоциональных реакций. Одновременно нейроны гипоталамуса через коллатерали посылают сигналы в передневентральное ядро в таламусе. По этому пути возбуждение передается к поясной извилине коры больших полушарий.

Поясная извилина, по Дж. Пейпецу, является субстратом осознанных эмоциональных переживаний и имеет специальные входы для эмоциональных сигналов, подобно тому как зрительная кора имеет входы для зрительных сигналов. Далее сигнал из поясной извилины через гиппокамп вновь достигает гипоталамуса в области его мамиллярных тел. Так нервная цепь замыкается. Путь от поясной извилины связывает субъективные переживания, возникающие на уровне коры, с сигналами, выходящими из гипоталамуса для висцерального и моторного выражения эмоций.

323

Однако сегодня красивая гипотеза Дж. Пейпеца приходит в противоречие со многими фактами. Так, под сомнением оказалась роль гиппокампа и таламуса в возникновении эмоций. У человека стимуляция гиппокампа электрическим током не сопровождается появлением эмоций (страха, гнева и т. п.). Субъективно пациенты испытывают лишь спутанность сознания. П.В. Симонов [36] относит гиппокамп скорее к «информационному» , чем эмоциональному образованию.

Из всех структур круга Пейпеца наиболее тесную связь с эмоциональным поведением обнаруживают гипоталамус и поясная извилина. Кроме того, оказалось, что и многие другие структуры мозга, не входящие в состав круга Пейпеца, оказывают сильное влияние на эмоциональное поведение. Среди них особая роль принадлежит миндалине, а также лобной и височной коре головного мозга.

Роль гипоталамуса в развитии мотивационного поведения и связанных с ним эмоций была уже рассмотрена (см. гл. X «Мотивация»). Следует только отметить, что гипоталамус, где сосредоточены двойные центры, регулирующие запуск и прекращение основных типов врожденного поведения, большинством исследователей рассматривается как исполнительная система, в которой интегрируются вегетативные и двигательные проявления мотивации, и в том числе эмоций. В составе эмоции принято выделять *собственно эмоциональное переживание и его соматическое и висцеральное выражение.* Возможность их появления независимо друг от друга указывает на относительную самостоятельность их механизмов. Диссоциация эмоционального переживания и его выражения в двигательных и вегетативных реакциях обнаружена при некоторых поражениях ствола мозга. Она выступает в так называемых псевдоэффектах: интенсивные мимические и вегетативные реакции, характерные для

324

плача или смеха, могут протекать без соответствующих субъективных ощущений.

Важные эмоциогенные свойства обнаруживает миндалина. У высших животных она расположена в коре, в основании височной доли. По данным Р.И. Кругликова, после удаления миндалины страдает только одна форма обучения, а именно — однократное обучение (пассивное избегание). Особенностью этой формы обучения является обязательное возникновение сильного негативного эмоционального переживания. Устранение его через реакцию избегания (например, отдергивание конечности) служит подкреплением (наградой), на базе которой и может быстро и прочно формироваться временная связь. Удаление миндалины нарушает механизмы эмоций, в результате чего однократное обучение делается невозможным. По данным В.М. Смирнова, электрическая стимуляция миндалины у пациентов вызывает эмоции страха, гнева, ярости и редко удовольствия. Ярость и страх вызываются раздражением различных отделов миндалины. Опыты с двусторонним удалением миндалины в основном свидетельствуют о снижении агрессивности животного. Отношение миндалины к агрессивному поведению убедительно продемонстрировано К. Прибрамом [31] в опытах на обезьянах в колонии макак-резусов (рис. 38). После двустороннего удаления миндалины у вожака стаи Дейва, который отличался властностью и занимал высшую ступень зоосоциальной иерархии, он потерял агрессивность и переместился на самую низшую ступень зоосоциальной лестницы. Его место занял наиболее агрессивный, которым до операции был вторым в иерархии (Зик). А бывший лидер превратился в покорное, испуганное животное.

По мнению ряда исследователей, эмоциональные функции миндалины реализуются на сравнительно

325

Рис. 38. Иерархия господства в колонии из восьми обезьян

Рис. 38. Иерархия господства в колонии из восьми обезьян (макаки-резус) — самцов преподросткового возраста до *(А)* и после *(Б)* двустороннего удаления амигдалы у Дейва, в результате которой он переместился на самую низшую ступень иерархической лестницы *(по К.Прибраму, 1975)*



поздних этапах поведения, после того как актуализированные потребности уже трансформировались в соответствующие эмоциональные состояния. Миндалина взвешивает конкурирующие эмоции, порожденные конкурирующими потребностями, и тем самым определяет выбор поведения. Миндалина получает обширную информацию о внешнем мире. Ее нейроны реагируют на световое, звуковое и кожное раздражение. Среди них есть нейроны, которые различают лица обезьян с выражением угрозы и без него. По предположению Е. Роллса, нейроны, реагирующие на эмоциональные выражения лица, инициируют определенные эмоциональные реакции на появление различных индивидов. Информацию об идентифицированных эмоциональных выражениях лица миндалина, по-видимому, получает от верхней височной коры, где у обезьян обнаружены *нейронные детекторы, настроенные на выделение эмоциональных выражений лица инвариантно к его ракурсу, ориентации, деталям и т. д.* Нарушение нормального зоосоциального поведения обезьяны в группе, наблюдающееся после деструкции миндалины, по-видимому, обусловлено прерыванием пути, который связывает структуру мозга, идентифицирующие эмоциональные выражения, с гипоталамусом — структурой, инициирующей вегетативные и моторные эмоциональные реакции.

В регуляции эмоций особое значение имеют лобная и височная кора. Поражение лобных долей приводит к глубоким нарушениям эмоциональной сферы человека. Преимущественно

развиваются два синдрома: эмоциональная тупость и растормаживание низших эмоций и влечений. При этом в первую очередь нарушаются высшие эмоции, связанные с деятельностью, социальными отношениями, творчеством. Билатеральное удаление у обезьян височных полюсов ведет к подавлению их агрессивности и страха. Эффект сходен
327
с разрушением миндалины. Передняя лимбическая кора контролирует эмоциональные интонации; выразительность речи у человека и обезьяны. После двустороннего кровоизлияния в этой зоне речь пациента становится эмоционально невыразительной.

Согласно современным данным поясная извилина имеет двусторонние связи со многими подкорковыми структурами (перегородкой, верхними буграми четверохолмия, голубым пятном и др.), а также с различными областями коры в лобных, теменных и височных долях. Ее связи, по-видимому, более обширны, чем у какого-либо другого отдела мозга. Г. Шеперд [49] предполагает, что поясная извилина выполняет функцию высшего координатора различных систем мозга, вовлекаемых в организацию эмоций.

В настоящее время накоплено большое число экспериментальных и клинических данных о роли полушарий головного мозга в регуляции эмоций. Изучение функций левого и правого полушария обнаружило существование эмоциональной асимметрии мозга. По данным В.Л. Деглина, временное выключение левого полушария электросудорожным ударом тока вызывает сдвиг в эмоциональной сфере «правополушарного человека» в сторону отрицательных эмоций. Настроение ухудшается, он пессимистически оценивает свое положение, жалуется на плохое самочувствие. Выключение таким же способом правого полушария вызывает противоположный эффект — улучшение эмоционального состояния. Т. А. Доброхотова и Н.Н. Брагина установили, что больные с поражениями в левом полушарии тревожны, озабочены. Правостороннее поражение сочетается с легкомыслием, беспечностью. Эмоциональное состояние благодушия, безответственности, беспечности, возникающее под влиянием алкоголя, связывают с его преимущественным воздействием на правое полушарие мозга.
328
Демонстрация фильмов разного содержания с помощью контактных линз в правое или в левое поле зрения показала, что правое полушарие быстрее реагирует на слайды с выражением печали, а левое — на слайды радостного содержания. По другим данным правое полушарие быстрее опознает эмоционально выразительные лица независимо от качества эмоции.

Распознавание мимики в большей степени связано с функцией правого полушария. Оно ухудшается при поражении правого полушария. Повреждение височной доли, особенно справа, нарушает опознание эмоциональной интонации речи. При выключении левого полушария независимо от характера эмоции улучшается распознавание эмоциональной окраски голоса.

Экспрессивные реакции эмоций — мимика, движения глаз также связывают с функцией правого полушария. Большинство исследователей склонны объяснять эмоциональную асимметрию полушарий головного мозга как вторичную эмоциональную специализацию [36]. Согласно Л.Р. Зенкову, выключение левого полушария делает ситуацию непонятной, невербализуемой и, следовательно, эмоционально-отрицательной. Выключение правого полушария делает ситуацию простой, ясной, понятной, что вызывает преобладание положительных эмоций, т. е. нарушение информационных процессов после отключения одного из полушарий, вторично сказывается на эмоциогенных механизмах.

Хорошим тестом функциональной асимметрии служит чувство юмора. Исследователи считают, что понимание юмора предполагает выполнение двух операций: 1) выделение неожиданного в повествовании и 2) сопоставление этого неожиданного с содержанием текста. У больных с поражением правого полушария сохранен первый компонент и нарушен второй. Это приводит к тому, что их юмор делается неразборчивым.
329
Когда им предлагают выбрать самую смешную из предлагаемых сюжетных картинок, они готовы смеяться по поводу каждой. Юмор пациентов с левосторонним поражением более сходен с юмором здоровых лиц.

Эмоциональная асимметрия мозга обнаружена и у нормальных здоровых людей. Для лиц с доминантным правым полушарием характерна повышенная тревожность, нейротизм. Преобладание функций левого полушария, определяемого по группе двигательных, зрительных и слуховых методик, сочетается с низкими значениями тревожности.

§ 4. Нейрохимия эмоций

Успехи развития нейрохимии привели к представлению, что возникновение любой эмоции имеет в своей основе активацию различных групп биологически активных веществ в их сложном взаимодействии. Предполагают, что модальность, качество эмоций, а также их интенсивность определяются взаимоотношением норадренергической (НА), дофаминергической (ДА), серотонинергической, холинергической систем, а также целым рядом нейропептидов, включая эндогенные опиаты.

Многие данные свидетельствуют о важной роли биогенных аминов (серотонина, дофамина, норадреналина) в развитии патологии настроения, аффектов. Согласно точке зрения С.Кети, с ростом концентрации серотонина в мозге настроение у человека поднимается, а его истощение вызывает состояние депрессии. Критическая роль катехоламинов в развитии депрессии подтверждается данными о биохимических процессах в мозге, развивающихся под влиянием электрошока. Положительный эффект электрошоковой терапии, в 80% случаев устраняющей депрессию у пациентов, связан с усилением синтеза и ростом НА

330

в мозге. Вещества, которые улучшают настроение (ингибиторы МАО), увеличивают содержание НА и ДА в нервных окончаниях. Результаты обследования мозга больных, покончивших с собой в состоянии депрессии, показали, что он обеднен как норадреналином, так и серотонином. Причем дефицит норадреналина проявляется депрессией тоски, а недостаток серотонина — депрессией тревоги. Нарушения в функционировании холинергической системы (АХ-системы) ведут к психозу с преимущественным поражением интеллектуальных (информационных) процессов. Предполагается, что холинергическая система преимущественно обеспечивает информационные компоненты поведения. Холинолитики — вещества, снижающие уровень активности холинергической системы, ухудшают выполнение пищедобывательного поведения, нарушают совершенство и точность двигательных рефлексов избегания, но не устраняют реакцию на боль и не снимают чувства голода.

Состояние агрессивности зависит от соотношения активности холинергической и норадренергической систем. А.Х. Алликметс показал, что триггерный механизм агрессии — холинергический, а за эффекторные проявления агрессии ответствен норадреналин. Повышение агрессивности исследователи склонны объяснять ростом концентрации НА и ослаблением тормозного влияния серотонина. У агрессивных мышей более низкий уровень содержания серотонина в гипоталамусе, миндалине и в гиппокампе по сравнению с неагрессивными. У прирученных животных содержание серотонина в мозге больше, чем у диких. Введение предшественника серотонина угнетает агрессивность животного.

Хорошей экспериментальной моделью для изучения биохимической природы эмоций является феномен самостимуляции мозга. Методика для самораздражения

331

мозга была разработана Дж. Олдсом и П. Милнером, Наиболее подробную карту точек самораздражения в мозге крысы составил Дж. Олдс. Оказалось, что самый сильный эффект самораздражения связан с гипоталамусом, медиальным переднемозговым пучком и перегородкой. При электрической самостимуляции мозга через вживленные электроды животные проявляют удивительную настойчивость в стремлении продолжить самораздражение. Это навело на мысль, что самостимуляция сопровождается положительными эмоциями, которые животное стремится продлить. Все пункты самостимуляции объединяет то, что они совпадают с локализацией норадренергических и дофаминергических структур и, следовательно, феномен самораздражения связан с участием двух основных катехоламинергических систем: норадренергической и дофаминергической.

В феномене самостимуляции исследователи выделяют мотивационный и подкрепляющий (награждающий) компоненты. Предполагают, что норадреналин связан с побуждающим, мотивирующим компонентом в реакции самораздражения, а дофамин — с подкрепляющим, «награждающим» эффектом, возникающим в результате самостимуляции и сопровождающимся положительным эмоциональным переживанием. В механизме положительной эмоции участвуют и эндогенные опиоидные пептиды.

Е. Роллсом с сотрудниками изучены нейроны, имеющие прямое отношение к мотивации самораздражения. На одних и тех же нейронах латерального гипоталамуса у обезьян ими найдена интеграция сигналов от центров самораздражения и от вида и вкуса пищи, т. е. предмета удовлетворения потребности.

На основе данных о механизмах самораздражения большинство исследователей склоняются к мнению,

что возникновение положительных эмоций связано с активацией специального механизма вознаграждения («награды»). Медиаторной основой этого механизма является катехоламинергическая система.

Таким образом, современные данные указывают на жесткую зависимость наших настроений и переживаний от биохимического состава внутренней среды мозга. Хотя полная биохимическая картина наших эмоциональных, субъективных переживаний сегодня остается в значительной мере еще скрытой, тем не менее имеющиеся данные позволяют предположить, что мозг располагает специальной системой, которая, по существу, является *биохимическим анализатором эмоции.* Этот анализатор, по-видимому, имеет свои рецепторы и детекторы, он анализирует биохимический состав внутренней среды мозга и интерпретирует его в категориях эмоций и настроения. С позиции детекторной теории *эмоциональный анализатор* по аналогии с другими анализаторами должен выделять сравнительно небольшое число основных биохимических переменных и их основные комбинации детектировать как эмоциональные состояния. С этих позиций новый, повышенный интерес вызывает концепция Дж. Пейпеца об особых функциях поясной извилины, которую он рассматривает как орган, в котором формируется субъективное, осознанное эмоциональное переживание. Возможно именно здесь представлен корковый уровень эмоционального анализатора. Обратная связь поясной извилины с гипоталамусом, которая утверждается в концепции « круга Пейпеца», дает основание видеть в ней путь, через который осуществляется влияние осознанного субъективного переживания на поведенческое выражение эмоций, которое в конечном счете программируется на уровне гипоталамуса, координирующего вегетативные и моторные проявления эмоций.

Глава XII. ДВИЖЕНИЕ

§ 1. Механизмы управления движением

Взаимодействие человека и животных с окружающей средой может осуществляться только через движение. Мы можем выполнять самые разнообразные движения — от ходьбы и бега до таких тончайших двигательных актов, как сложные манипуляции пальцев у пианиста, различные жесты, а также письмо, речь, мимика, с помощью которых мы можем передавать различные оттенки мыслей и чувств.

Существует два вида двигательных функций: *поддержание положения тела (позы)* и *собственно движения.* В естественных условиях отделить их друг от друга невозможно, так как движение без одновременного удержания определенной позы также невозможно, как и удержание позы без движения.

Среди собственно движений следует различать *элементарные движения* и *действия.* Последние представляют собой совокупность элементарных движений, объединенных единой целью в некоторую функциональную систему. Каждое конкретное действие включено в состав поведенческого акта. Оно является шагом к удовлетворению той потребности, которая вызвала данное поведение, и решает свою промежуточную задачу.

В управлении движением различают *стратегию* и *тактику.* Основу стратегии движения определяет конкретная мотивация (биологическая, социальная и др.). Именно на ее основе определяется цель поведения, т. е. то, что должно быть достигнуто. В структуре

поведенческого акта цель закодирована в акцепторе результатов действия. В отношении движения это выглядит как формирование двигательной задачи, т. е. того, *что следует делать.*

Под тактикой понимают конкретный план движений, т. е. то, *как будет достигнута* цель поведения, с помощью каких двигательных ресурсов, способов действия. В структуре поведенческого акта тактическое планирование движения непосредственно представлено в блоке программ. При построении программы движения учитывается множество факторов, как общая стратегия, так и пространственно-временные характеристики среды, сигнальная значимость ее стимулов, прошлый жизненный опыт.

Выделение исследователями стратегии и тактики как двух аспектов управления движением

естественно ставит вопрос о том, каким образом стратегия реализуется в тактике движения, или, иными словами, как осуществляется трансформация мотивации в движение и с помощью каких физиологических механизмов это происходит. Но прежде чем мы обратимся к этой теме, рассмотрим два основных физиологических механизма управления всеми движениями человека и животных.

Принято считать, что регуляция поведения биологических систем, включая регуляцию движений, строится на двух основных принципах — *принципе сенсорных коррекций* текущего движения по цепи обратной связи и *принципе прямого программного управления.* Последний особенно важен для тех случаев, когда имеются быстрые изменения в системе и это ограничивает возможность сенсорных коррекций.

Исследователи накопили множество экспериментальных фактов, подтверждающих реальное существование двух механизмов управления движением: посредством *центральных моторных программ* и с

335

помощью *обратной афферентации,* которая используется для непрерывного контроля и коррекции выполняемого движения. Для многих видов движения управление может осуществляться одновременно двумя механизмами при разном их соотношении для движений, различающихся сложностью и уровнем организации.

На принципиальную роль обратной афферентации в регуляции движения и поведения в целом указывали Н.А. Бернштейн [5] и П.К. Анохин [1]. Сенсорные раздражения не только могут запускать движение, но и выполнять корректирующую функцию. *Обратная афферентация, сигнализирующая о результатах действия, сопоставляется с программой движений и служит уточнению координат цели и траектории движения.*

Значение афферентных систем для контроля за мотонейронами спинного мозга впервые было показано английским физиологом Ч. Шеррингтоном. Он указал на существование сенсорных обратных связей, которые регулируют активность мотонейрона. Им введен термин «проприоцепция» для обозначения сенсорных входов, которые возбуждаются во время движения. Ч. Шеррингтон считал, что главная функция проприоцепторов — давать информацию о собственных движениях организма. Выделено два типа проприоцепторов: рецепторов растяжения, активирующихся при растяжении мышц, и рецепторов напряжения, которые чувствительны к силе сокращения мышцы.

На основе опытов с условными рефлексами И.П. Павлов устанавливает, что моторная кора получает сенсорные проекции от рецепторов мышечной и суставной чувствительности. В 1909 г. он вводит понятие *двигательного анализатора,* выполняющего функцию восприятия сигналов от тела. Позже понятие двигательного анализатора было расширено, дополнительно в

336

него были включены сенсорные и ассоциативные зоны коры, которые проецируются на моторную кору. В результате сама моторная кора стала рассматриваться как центральный аппарат построения движения.

Принципиальная невозможность реализации, особенно произвольного движения, с помощью одних только эфферентных импульсов была показана Н.А. Бернштейном. Он писал, что «двигательный эффект центрального импульса не может быть предрешен в центре, а решается целиком на периферии... решающую роль для осуществления управления движением должна играть афферентация» [5, с. 214]. Согласно Н.А. Бернштейну, изменения в мышце, возникающие при движении, возбуждают чувствительные окончания проприоцепторов, а эти проприоцептивные сигналы, достигая моторных центров, вносят изменения в эффекторный поток, т. е. в физиологическое состояние мышцы. Таким образом, перед нами «...не рефлекторная дуга, а другая форма взаимоотношений между афферентным эффекторным процессом, характерная для всех координационных процессов — рефлекторное кольцо» [5, с. 91]. Рефлекторное кольцо представляет собой фундаментальную форму протекания двигательного нервного процесса.

Значение афферентации для осуществления движения становится очевидным при некоторых неврологических нарушениях, которые получили название «апраксий». Под ними понимаются нарушения произвольных движений и действий, совершаемых с предметами. При *кинестетической апраксии* нарушается проприоцептивная кинестетическая афферентация. Патология возникает в задних отделах корковаго ядра двигательного анализатора (1, 2 и частично в 4-м полях). У такого больного движения становятся недифференцированными, плохо управляемыми, страдает письмо. При этом остается сохранной внешняя

337
пространственная организация движения. Дефекты движения, возникающие из-за нарушений проприоцептивной афферентации, частично могут быть скомпенсированы за счет усиления зрительного контроля. При *пространственной апраксии* поражение захватывает теменно-затылочные отделы коры на границе 19 и 39 полей. Это приводит к нарушению зрительно-пространственной афферентации движений. Больные не могут выполнять пространственно-ориентированных движений (застелить постель, одеться). Усиление зрительного контроля не улучшает выполнение произвольных движений в пространстве.

Первые представления о том, что движения могут управляться не только по типу непрерывной коррекции, но и через *механизм центральных моторных программ,* также возникли на основе работ Ч. Шеррингтона. Занимаясь изучением функций мотонейронов спинного мозга у собак при осуществлении некоторых рефлекторных двигательных актов, таких, как чесание и ходьба, он установил, что сигналы, идущие от многих различных областей головного мозга, часто сходятся к одним и тем же мотонейронам спинного мозга. Ч. Шеррингтон охарактеризовал эти мотонейроны как «общий конечный путь», который связывает головной мозг с мышечным актом. Производя перерезки спинного мозга, он показал, что механизмы, ответственные за некоторые двигательные акты, локализованы в спинном мозге. Через несколько месяцев после такой перерезки у собаки удавалось вызвать чесательный рефлекс на механические раздражения — щекотание кожи или подтягивание за волосок шерсти в области спины. При этом движения осуществлялись без видимого нарушения направления и ритма. Работа Ч.Шеррингтона по чесательному рефлексу заложила основу для развития современной концепции о «запускаемом движении» с помощью
338
центральной программы, с участием спинального генератора двигательного ритма [51].

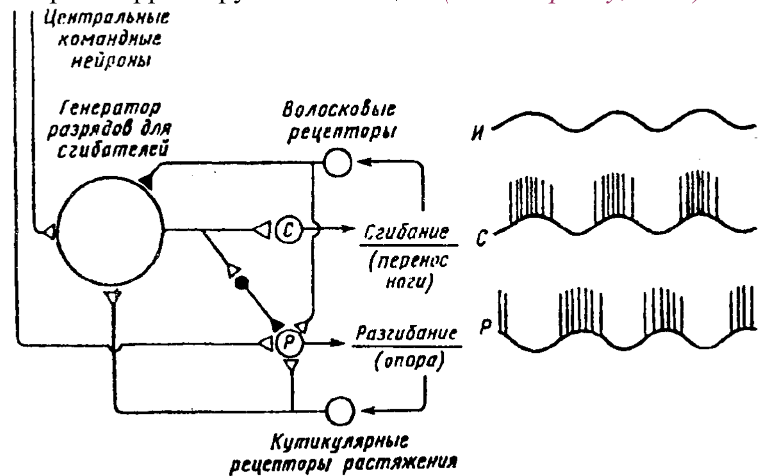
Позже было показано, что ходьба животного — перемещение в окружающей среде при помощи координированных движений конечностей — также запрограммирована на уровне спинного мозга. Болевое раздражение одной из конечностей у спинального животного вызывает рефлекторные движения всех четырех лап. Если такое животное поместить в тредбан, то при некоторых условиях оно может совершать шагательные координированные движения. Для каждой конечности существует свой локомоторный центр. Им является генератор ритмической активности. Его ритмическая импульсация ведет к ритмическому чередованию активности флексоров и экстензеров нескольких суставов одной конечности. Согласованная деятельность генераторов разных конечностей обеспечивается проприоспинальными системами и связями в пределах отдельных сегментов спинного мозга (рис. 39).

У человека, по-видимому, также имеются *спинальные генераторы локомоции.* Их активность можно обнаружить у новорожденного при прикосновении к коже в форме шагательного рефлекса. Однако у взрослого человека эти генераторы находятся под сильным контролем высших центров, которые подавляют их самостоятельную активность. Выявлены не только спинальные двигательные программы, но и программы супраспинального уровня.

Программы цепных двигательных актов широко представлены в различных структурах мозга. Центральная нервная система хранит центральные программы как врожденных, так и выработанных действий. Так, например, дыхательные, глотательные и другие движения управляются врожденными моторными программами. Тогда как различные спортивные, профессиональные навыки (акробатические упражнения,
339

Рис. 39. Генератор локомоторного ритма у таракана

Рис. 39. Генератор локомоторного ритма у таракана; слева — схема нейронной сети, обеспечивающей движение одной ноги, справа — характерная электрическая активность интернейрона, генерирующего ритм *(И),* и мотонейронов сгибателей *(С)* и разгибателей *(Р).* Генератор состоит из группы постоянно осциллирующих безимпульсных нейронов, которые задают ритм мотонейронам сгибателей и одновременно через тормозные интернейроны (черные) затормаживают разгибатели. Центральные командные нейроны тонически возбуждают нейроны генератора и мотонейроны разгибателей. Рецепторы флексоров и экстензеров дают начало обратным связям, которые корректируют локомоцию *(по К.Пирсону, 1976)*



печатание на машинке и др.) осуществляются по программам, формирующимся в течение жизни индивида. При определенном опыте человека эти движения выполняются почти автоматически, в результате чего обратная афферентация, в том числе от проприоцепции, перестает играть существенную роль. Обратная афферентация становится нужной лишь при переделке, изменении навыка. Механизм программного управления используется не только для врожденных

двигательных актов и двигательных навыков, но и для осуществления произвольных и быстрых баллистических движений, например некоторых движений в спорте, требующих большой скорости. Такие движения производятся настолько быстро и точно, что использовать обратные сенсорные связи для их управления нецелесообразно.

У позвоночных центральные программы запускаются *управляющими центрами,* а у беспозвоночных, как правило, *командными нейронами,* впервые выделенными в 1968 г. К. Вирсма с сотрудниками. Сигнал от командного нейрона или управляющего центра играет чисто пусковую роль. Он не несет информации о том, как построить соответствующее движение. Структура движения заложена во взаимосвязях мотонейронов, с которыми он связан.

Нейрофизиологи установили, что рефлекс бегства рака, легко вызываемый тактильным, вибрационным раздражением или звуком, реализуется через возбуждение одного гигантского командного нейрона, связанного с тремя мотонейронами. У рыб оборонительный рефлекс можно вызвать звуковым и вибрационным раздражением. В ответ на эту стимуляцию рыба уплывает, совершая быстрые и повторяющиеся движения головой и хвостом. Этот сложный двигательный акт запускается парой командных нейронов — гигантских маутнеровских клеток, расположенных в продолговатом мозгу. Вся реакция запускается одним-единственным спайком, на 1-2 мс опережающим движение.

Смысл сигнала, поступающего от командного нейрона, может быть модифицирован через дополнительный афферентный вход. У таракана найден командный нейрон, который запускает бег насекомого, если его лапы касаются опоры. Если же лапы находятся в воздухе, то раздражение того же командного нейрона

вызывает не бег, а полет. т. е. командный нейрон посылает достаточно абстрактную команду «включаю локомоцию», конкретный смысл которой придает обстановка. При раздражении командного нейрона с различной силой в ряде случаев можно управлять параметрами центральной программы, например изменять скорость локомоции, амплитуду чесания и т. д.

Существует два типа командных нейронов. Одни из них лишь запускают ту или другую

двигательную программу, но не участвуют в ее дальнейшем осуществлении. Это *нейроны—тригеры.* Примером такого нейрона является маутнеровская клетка рыбы. Командные нейроны другого типа получили название *воротных нейронов.* Они поддерживают или видоизменяют какую-то двигательную программу, лишь будучи постоянно возбужденными. Такие нейроны обычно управляют позными или ритмическими движениями. В качестве примера можно привести интернейрон генератора локомоторного ритма у таракана.

До недавнего времени мало что было известно о процессах формирования и построения новых моторных программ. Однако благодаря изучению нейронной активности коры больших полушарий и других структур мозга у высших животных, а также клиническим данным, полученным на человеке, сложилось мнение, что ведущая роль в построении новых моторных программ принадлежит передним отделам коры больших полушарий (премоторной, префронтальной коре). Анализ нарушений двигательных функций у больных показал, что поражение мозга в премоторной области сопровождается нарушением организации движения во времени, т. е. распадом последовательности движений. У таких больных страдает и выработка двигательных навыков. Поражение же в префронтальной коре может привести вообще к распаду произвольной регуляции движений. Этот дефект

342

особенно выражен, когда требуется менять программы движений и действий.

Исследователи предполагают, что именно в передних отделах коры строятся новые моторные программы. Для этого используется весь видовой и индивидуальный опыт человека и животных. При этом, по-видимому, происходит выбор отдельных фрагментов из имеющихся программ как врожденных форм поведения, так и приобретенных двигательных автоматизмов для их последующей интеграции в новую моторную программу.

Роль передних отделов коры больших полушарий в программировании движения изучалась А.С. Батуевым. Опыты проводились на обезьянах, у которых формировались пищевые инструментальные отсроченные реакции. Животное находилось в приматологическом кресле; в его мозг, в различные структуры были введены микроэлектроды, через которые регистрировалась активность отдельных нейронов.

Перед обезьяной располагалась центральная лампа-вспышка для подачи предупреждающего сигнала о том, что опыт начался. Слева и справа от нее помещалось по лампе, которые включались как условные сигналы. Ниже находился экран, закрывавший два рычага, размещенных под левой и правой лампами соответственно. У животных вырабатывалась дифференцировка: при зажигании левой лампы обезьяна должна выбрать левый рычаг, при зажигании правой — правый рычаг. За правильный выбор следовало пищевое подкрепление. Опыт проходил в следующей последовательности. Сначала вспыхивала центральная лампа-вспышка, затем подавался условный сигнал — включалась на 2-5 с одна из двух ламп (слева или справа). После выключения условного сигнала следовал период отсрочки длительностью 5-20 с, только после которого отодвигался экран и обезьяна получала доступ к рычагам.

343

Было обнаружено три группы нейронов, последовательно вовлекаемых в процесс осуществления условнорефлекторного двигательного навыка. Все три популяции нейронов были зарегистрированы в теменной, и особенно в лобной коре.

Первая группа клеток реагировала только на условный сигнал и при этом по-разному на зажигание лампы слева и справа, т. е. эти нейроны реагировали на пространственные свойства условного раздражителя. Они были отнесены авторами к сенсорным нейронам с пространственной селективностью. Вторая группа нейронов изменяла свою активность только в период отсрочки, также по-разному реагируя на условный сигнал слева и справа. Третья группа нейронов; также обнаружив свойство пространственной селективности, реагировала только после открытия экрана, т. е. в пусковой период программы.

Исследователи предполагают, что сенсорные нейроны (первая группа) передают информацию второй группе нейронов, принадлежащей кратковременной памяти, которые возбуждаются в течение всего периода отсрочки, сохраняя тем самым полученную информацию. Третья группа нейронов — нейроны моторных программ. Вероятно, они получают информацию от нейронов памяти и запускают хорошо отработанную двигательную реакцию нажатия на правый или левый рычаг. Таким образом, нейроны передних отделов коры мозга принимают непосредственное участие в построении сложного двигательного акта, отвечающего требованиям пространственно-временных характеристик среды. А.С. Батуев говорит о последовательном эстафетном вовлечении

различных популяций клеток в процесс программирования нового двигательного акта [4].
Естественно, что, признав существование в мозге центральных моторных программ, исследователи заинтересовались нервными структурами, в которых они могли бы храниться.
344
Сейчас многие нейрофизиологи признают, что одним из таких хранилищ в мозге позвоночных является мозжечок. Мозжечок обучается различным программам движения, а затем и сохраняет их. В нем хранятся программы сложных и автоматически выполняемых двигательных актов, которые сформировались при жизни животного и человека. Высказано предположение, что хранение информации в мозжечке осуществляется на модифицированных синапсах клеток Пуркинье.
Однако следует иметь в виду, что функции мозжечка не сводятся только к созданию и хранению моторных программ. Они более обширны. Считают, что мозжечок в ответ на команду к движению осуществляет «перспективное планирование» движений за счет выбора типа моторной программы. Кроме того, мозжечок принимает участие в «ближайшем планировании» движений, непрерывно корректируя его за счет той обширной информации, которой он обладает относительно сенсорных характеристик положения конечности и скорости, с которой намереваемое движение должно быть осуществлено. Показано, что частота разрядов нейронов промежуточного ядра мозжечка строго коррелирует со скоростью совершаемого движения. Кроме того, мозжечок считают центром координации различных двигательных актов, органом равновесия и регуляции мышечного тонуса.
В качестве другой центральной структуры, связанной с хранением центральных моторных программ, исследователи рассматривают базальные ганглии — структуры, расположенные в глубине белого вещества полушарий. Базальные ганглии представлены тремя парными образованиями. Это неостриатум (neostriatum), куда входят два ядра: хвостатое ядро (n. caudatus) и скорлупа (putamen), паллидум (pallidum) или бледный шар (globus pallidum) и ограда
345
(claustrum). Полагают, что базальные ганглии имеют отношение как к хранению программ врожденных двигательных актов, так и двигательных автоматизмов.

§ 2. Механизмы инициации движения

Сейчас уже многое известно о функциях моторной коры. Ее рассматривают как центральную структуру, управляющую самыми тонкими и точными произвольными движениями, посылающую свои сигналы к мотонейронам спинного мозга (так называемая пирамидная система). Именно в моторной коре строится конечный и конкретный вариант моторного управления движением. Моторная кора использует оба принципа управления: контроль через петли обратной сенсорной связи и через механизм программирования. Это достигается тем, что к ней сходятся сигналы от мышечной активности, от сенсомоторной, зрительной и других отделов коры, которые и используются для моторного контроля коррекции движения. Кроме того, к моторной коре приходят сигналы, связанные с программированием движения из передних отделов коры и подкорки.
Каким образом в моторной коре совмещаются оба принципа управления? Чтобы ответить на этот вопрос, прежде всего необходимо рассмотреть механизмы, с помощью которых в мозге осуществляется *актуализация моторных программ,* хранящихся в ЦНС.
Сейчас уже накопилось много данных о том, что моторная кора получает информацию из структур, имеющих отношение к хранению двигательных программ. Так, в опытах с регистрацией нейронной активности у обезьян было показано, что при выполнении ими заученного движения активность нейронов зубчатого ядра мозжечка на 10 мс опережает изменение активности нейрона в моторной коре, которое
346
предшествует появлению мышечного движения. Значение сигналов, поступающих из мозжечка, для активности нейронов моторной коры было также установлено в опытах с временным понижением температуры мозжечка у обезьян. Исследователи нашли, что во время охлаждения мозжечка импульсация нейронов моторной коры и соответствующее выученное движение запаздывали.
Кроме сигналов от мозжечка в моторную кору поступают сигналы от базальных ганглиев — структуры, которая ответственна за хранение главным образом двигательных программ врожденного поведения (пищевого, питьевого и др.). Показано, что клетки базальных ганглиев,

так же как и мозжечка, разряжаются задолго до движений, совершаемых животными в ответ на сигнал. По данным Н.Ф. Суворова, разряды нейронов хвостатого ядра кошки на 50-150 мс опережают ЭМГ-компонент хватательного движения лапы, направленного на пищу, т. е. возникающего как натуральный пищевой рефлекс. В хвостатом ядре были найдены также нейроны, у которых возбуждение опережало условную двигательную пищевую и оборонительную реакции. Эти реакции у нейронов появлялись с выработкой условного рефлекса и исчезали с его угашением. Нейроны с реакцией, опережающей двигательные оборонительные и пищевые условные рефлексы, локализованы в различных частях хвостатого ядра.

Таким образом, моторная кора управляет движением, используя информацию, поступающую как по сенсорным путям от других отделов коры, так и от генерируемых в ЦНС моторных программ, которые актуализируются в базальных ганглиях и мозжечке И доходят до моторной коры через таламус, где они, по-видимому, предварительно взаимодействуют.

Сигналы от мозжечка и базальных ганглиев распространяются не только вверх к коре, но и вниз, по

347

нисходящему пути к спинному мозгу (так называемый экстрапирамидный путь). Однако само подразделение двигательной системы на пирамидную и экстрапирамидную, как считает П. Милнер, является источником путаницы и ошибок. Возможно, оно явилось следствием заблуждения, возникшего из начального представления о том, что пирамидная система, берущая начало от моторной коры, — единственная двигательная система. Поэтому те структуры мозга, роль которых в регуляции движения была установлена позже, были объединены в экстрапирамидную систему. Между этими системами трудно провести функциональную грань. И как видно на примере моторной коры, обе системы тесно взаимодействуют в процессе построения движения.

Согласно гипотезе, высказанной П. Робертсом, актуализация моторных программ происходит через активацию командных нейронов. Сами командные нейроны могут контролироваться и затормаживаться сверху. Снятие торможения с командных нейронов повышает их возбудимость и тем самым высвобождает «предпрограммированные» цепи для той деятельности, для которой они предназначены.

По-видимому, существует общий биохимический механизм актуализации моторных программ через рост активности ДА- и НА-ергических систем в мозге. Эти системы обнаруживают свойство тормозить тормозные интернейроны и тем самым растормаживать нейронные сети.

Имеются данные о наличии в стриатуме ГАМК-ергических тормозных интернейронов, которые тонически тормозят запрограммированные нейронные цепи, управляющие позой и движениями, а сами тормозятся ДА-ергическими нейронами из черной субстанции. Показано, что НА-волокна проецируются в мозжечок, их активация также ведет к торможению тормозных интернейронов.

348

Сейчас многие исследователи разделяют точку зрения, что ДА-и НА-ергические пути участвуют в выторможивании тормозных интернейронов в структурах, вносящих вклад в инициацию и двигательный контроль поведения. Таким образом, в базальных ганглиях, мозжечке уже заложен механизм, который может актуализировать хранящиеся там двигательные программы. Однако, для того чтобы привести в действие весь этот механизм, необходимо, чтобы в эти структуры поступил сигнал, который послужил бы начальным толчком для этого процесса.

Изучение этого механизма привело к представлению о *двух системах инициации движения.* Одна из них — это лимбическая система мозга, по терминологии Ю. Конорского [14], «эмоциональный мозг».С помощью этой системы осуществляется «трансляция мотивации в действие», т. е. в действия, которые связаны с утолением голода, устранением страха и удовлетворением других потребностей. Согласно данным Г. Могенсона [54], рассматривающего механизмы инициации локомоции, эта трансляция достигается за счет особого пути передачи сигналов от лимбических структур к базальным ганглиям. При этом важным звеном, связывающим лимбическую систему с моторной, является прилегающее ядро (n.accumbens). Его возбуждение сигналами из лимбической системы, по-видимому, через механизм активации ДА-ергических путей, ведет к актуализации врожденных поведенческих программ.

С появлением ассоциативной коры у высших животных увеличивается роль когнитивных процессов. Появляется вторая система инициации движения — «когнитивный мозг» [14]. Он обеспечивает инициацию различных специфических движений в соответствии с инструкцией, установкой на ответ, прошлым опытом и обучением. Приход сигнала от ассоциативной

349

коры в неостриатум базальных ганглиев, который имеет обширные сенсорные проекции, растормаживает его командные нейроны и тем самым актуализирует двигательные программы, главным образом двигательные автоматизмы, выученные движения. Эти программы через таламус также достигают моторной коры. Таков путь, через который «когнитивные команды» инициируют программы движений, сохраняемые в ЦНС. Согласно Г. Могенсону, прилегающее ядро и хвостатое ядро фильтруют сигналы соответственно от лимбической системы («эмоционального мозга») и от церебральной коры («когнитивного мозга»).

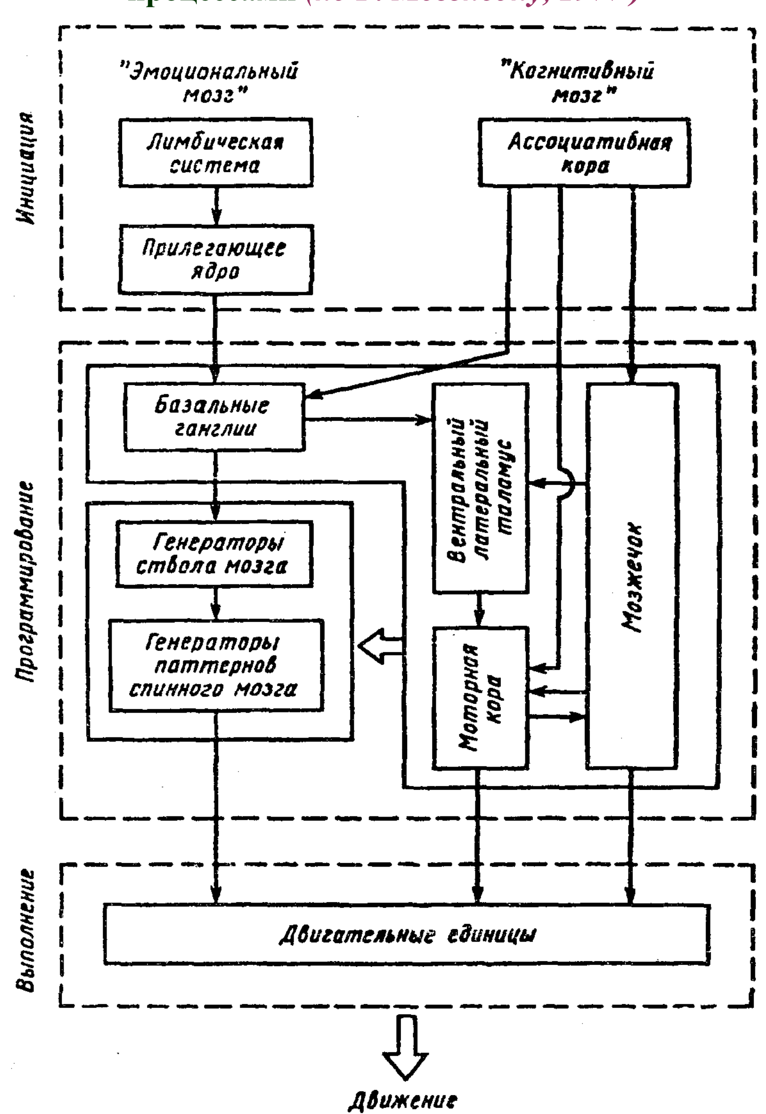
Хотя в процессе филогенетического развития роль «когнитивного мозга» в инициации двигательных ответов возрастает, «эмоциональный мозг» и «когнитивный мозг» обычно действуют совместно. На рис. 40 схематично представлена система связей различных структур мозга, по Г. Могенсону [54], через которые эмоциональные и когнитивные процессы транслируются в движение.

Согласно схеме все процессы управления движением делятся на 3 фазы: блок инициации движения, включающий лимбическую систему с прилегающим ядром (n. accumbens), и ассоциативную кору, блок программирования движения, включающий мозжечок, базальные ганглии, моторную кору, таламус как посредника между ними, а также спинальные и стволовые генераторы; исполнительный блок, охватывающий мотонейроны и двигательные единицы. На рисунке обратные связи опущены. Но нужно иметь в виду, что управление движением включает наряду с командами по прямым связям интеграцию обширной проприоцептивной и экстероцептивной информации.

Эмоциональный мозг (лимбическая система) действует через n. accumbens и далее через базальные ганглии. Когнитивный мозг (ассоциативная кора) действует на

350

Рис. 40. **Схема инициации двигательного акта «эмоциональными и когнитивными» процессами** *(по Г. Могенсону, 1977)*



хвостатое ядро базальных ганглиев и параллельно на мозжечок. Моторная кора получает сигналы от мозжечка и базальных ганглиев через таламус.

Схема, представленная на рис. 40, допускает объяснение не только инициации непроизвольных движений, врожденных форм двигательного поведения и автоматизмов, но и произвольных движений. Рефлексы и произвольные движения не противоречат друг другу. Произвольные движения также подчиняются рефлекторному принципу. Это особенно очевидно в случае оперантных или инструментальных реакций животных, которые являются простейшей формой произвольных движений.

Что же отличает произвольное движение от непроизвольного? По определению шведского нейрофизиолога Р. Гранита, которое в 1977 г. он приводит в своей книге «Целенаправленный мозг», «произвольным в произвольном движении является его цель» [51]. Цели произвольных движений могут быть бесконечно разнообразными. В. Гурфинкель также определяет произвольное движение в связи с его целью. Рассматривая профессиональные движения стрелков-спортсменов — прицеливание, он отмечает, что особенностью хорошо управляемого движения у стрелка является точное удержание цели. Пистолет неподвижен, тогда как многие части тела двигаются, т.е. положение руки стрелка в пространстве стабилизируется всякого рода рефлекторными механизмами: вестибуло-окулярной системой, вестибуло-спинальной системой и др.

Произвольные движения человека — это сознательно регулируемые движения. И в отличие от животных они являются специфически человеческой функцией и тесно связаны с речью. У

человека цели произвольных движений формируются с помощью речевых процессов. Роль речевого опосредования в превращении непроизвольных импульсивных движений
352
у детей в произвольные и сознательно управляемые была изучена А.Р. Лурией и его сотрудниками. Они показали, что активизация детской речи — предварительное планирование в речевой форме предпринимаемых действий — ведет ребенка к овладению своим поведением, тогда как задержка в речевом развитии у аномальных детей приводит к снижению уровня произвольной или волевой регуляции двигательного поведения ребенка.

Произвольные движения, вызываемые инструкцией или внутренним побуждением человека, опосредованы внутренней речью, претворяющей замысел (цель) во внутренний план действий.

Произвольные движения так же, как и непроизвольные, являются результатом сопряженной работы «когнитивного» и «эмоционального» мозга.

Таким образом, управление и контроль за движением — достаточно сложный процесс. Он включает обработку информации, получаемой через прямые и обратные связи между передними отделами коры, моторной корой, мозжечком, базальными ганглиями, а также стволом мозга и спинным мозгом. Важная роль принадлежит проприоцептивной и экстероцептивной афферентации. Двигательная система организована по иерархическому принципу с постепенным увеличением сложности сенсомоторной интеграции. Двигательная система работает как многоуровневая. На каждом уровне имеется своя «ведущая афферентация» и собственный тип регулируемых движений.

Глава XIII. ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СОСТОЯНИЯ

§ 1. Функциональное состояние в структуре поведения

Понятие функционального состояния (ФС) широко используется в психологии, физиологии, эргономике и т. д. Это объясняется тем, что в самых различных сферах деятельности человека успешность его труда, обучения, творчества, физическое и психическое здоровье в значительной мере зависят от его ФС.

Отношения ФС и эффективности выполняемой работы принято описывать в виде куполообразной кривой. Тем самым вводится понятие *оптимального функционального состояния,* при котором человек достигает наиболее высоких результатов. Поэтому управление ФС является одним из важных резервов, который может быть использован для повышения эффективности деятельности человека на производстве, в школе, в вузе и в других сферах общественной практики. Оптимизация ФС является непременным условием формирования здорового образа жизни.

Однако на сегодняшний день, несмотря на очевидность практической значимости проблемы ФС, методы диагностики и оптимизации ФС остаются недостаточно изученными. В значительной мере такая ситуация обусловлена неразработанностью теории ФС и отсутствием четкого понятийного аппарата. Это касается и самого понятия ФС.

Наиболее часто ФС определяют как *фоновую активность ЦНС,* в условиях которой осуществляется та или иная деятельность. При этом И.П. Павлов говорил о
354
тонусе коры больших полушарий или ее возбудимости. Позже работами П.К. Купалова показано, что изменения ФС отражаются не только в возбудимости головного мозга, но и в его реактивности и лабильности.

Очевидно, что такое определение ФС носит самый общий характер и требует конкретизации. Шаги, сделанные исследователями в этом направлении, привели к выводу, что существует большой набор физиологических реакций организма, в которых отражаются сдвиги фоновой активности ЦНС. Это ЧСС, АД, частота и глубина дыхания, скоростные характеристики двигательных реакций, изменения ЭЭГ и т. д.

Все это побудило исследователей, уточняя определение ФС, обратиться к описанию тех поведенческих реакций, в которых проявляются его изменения. Наиболее широкое распространение при этом получили два подхода.

При первом *ФС определяется через комплекс взаимосвязанных физиологических реакций.* Иначе говоря, изменения ФС — это смена одного комплекса реакций другим. В свете таких представлений диагностика и идентификация ФС рассматриваются как решение задачи распознавания многомерного вектора, компонентами которого являются различные

физиологические показатели или реакции. Поиск и нахождение все новых и новых реакций и их комбинаций, в которых отражается динамика ФС, имеет под собой разумную основу, так как, по-видимому, существуют уникальные комбинации реакций, соответствующие определенным ФС. Кроме того, с увеличением числа регистрируемых физиологических параметров достигается более дробное представление о тех процессах, которые характеризуют изучаемое конкретное ФС. Однако определение ФС через перечень различных реакций, найденных эмпирическим путем, имеет свои ограничения, так как остается невыясненным

355

их отношение к реальным механизмам формирования функциональных состояний.

Второй подход наиболее популярен в эргономике, среди инженерных психологов. Он основывается на данных зависимости эффективности условнорефлекторной деятельности животных, работоспособности и результатов деятельности человека от ФС. При этом ФС оценивается не столько по физиологическим реакциям, сколько *по результатам трудовой деятельности человека, которые рассматриваются как наиболее интегральный показатель ФС.* Снижение эффективности выполняемой работы расценивается как признак ухудшения ФС. Дальнейшее развитие этого подхода выразилось в создании психометрических тестов, включающих решение различных когнитивных задач.

Конечно, располагая данными о количестве и характере допущенных ошибок, о сбое в работе, можно судить о степени выраженности тех или иных экстремальных состояний, возникающих в результате утомления, монотонии и т. п. Такой способ оценки ФС безусловно полезен для практики, так как для конкретных видов трудовой деятельности позволяет решать многие задачи повышения эффективности труда и предотвращать развитие у человека нежелательных, недопустимых ФС. Вместе с тем этот метод в основном лишен прогностической силы, так как он способен выявлять только наиболее явные, грубые изменения в ФС.

Определение ФС через комплексы поведенческих, физиологических реакций или успешность производственных операций, выполняемых человеком, в лучшем случае дает возможность обнаружить изменения в состоянии, но ничего не говорит о том, что есть само функциональное состояние, так как не касается нейрофизиологических механизмов регуляции ФС.

356

При таком подходе, отмечает Е.П. Ильин, происходит подмена определения сущности состояния описанием сдвигов, происходящих при его изменении. Одновременно предполагается молчаливое отрицание наличия самостоятельного нейрофизиологического механизма с функцией регуляции ФС. Однако такое представление противоречит многочисленным нейрофизиологическим данным.

Исследование модулирующих систем мозга: ретикулярной формации с ее активирующими и инактивирующими отделами, а также лимбической системы, от которой зависит мотивационное возбуждение, дает основание выделять их в особую функциональную систему, которая имеет несколько уровней реагирования: физиологический, поведенческий и психологический (субъективный). Выражением активности этой функциональной системы и является ФС. *Функциональное состояние — психофизиологическое явление со своими закономерностями, которые заложены в архитектуре особой функциональной системы.* Такой взгляд на ФС подчеркивает важность изучения собственных механизмов регуляции ФС. Только на основе знания о реальных процессах управления ФС можно создавать адекватные методы диагностики ФС, как наиболее отвечающие его основным закономерностям.

Определение ФС через поведенческие реакции приводит к отождествлению ФС с понятием уровня бодрствования. Предложение отделить понятие «уровня бодрствования» от понятия «уровень активности» нервных центров (функционального состояния) впервые было высказано В. Блоком. *Уровень бодрствования* рассматривается им как поведенческое проявление различных уровней функционального состояния. Он допустил, что между сном и крайним возбуждением существует непрерывный ряд изменений уровня

357

бодрствования, с которым монотонно связаны изменения в уровне активации нервных центров.

Идея о том, что уровень активации нервных центров обусловливает уровень бодрствования, легла в основу и схемы Дж. Моруцци (рис. 41). Согласно его представлениям разные формы инстинктивного поведения, включая сон, могут быть размещены на шкале уровней бодрствования. Каждому типу инстинктивного поведения соответствует определенный уровень ретикулярной активации. В отличие от В. Блока субъективные переживания рассматриваются Дж. Моруцци как составная часть каждого инстинктивного поведения и размещаются на шкале уровней

бодрствования. В схемах В. Блока и Дж. Моруцци ни для функционального состояния, ни для уровня бодрствования не вводится количественной меры.

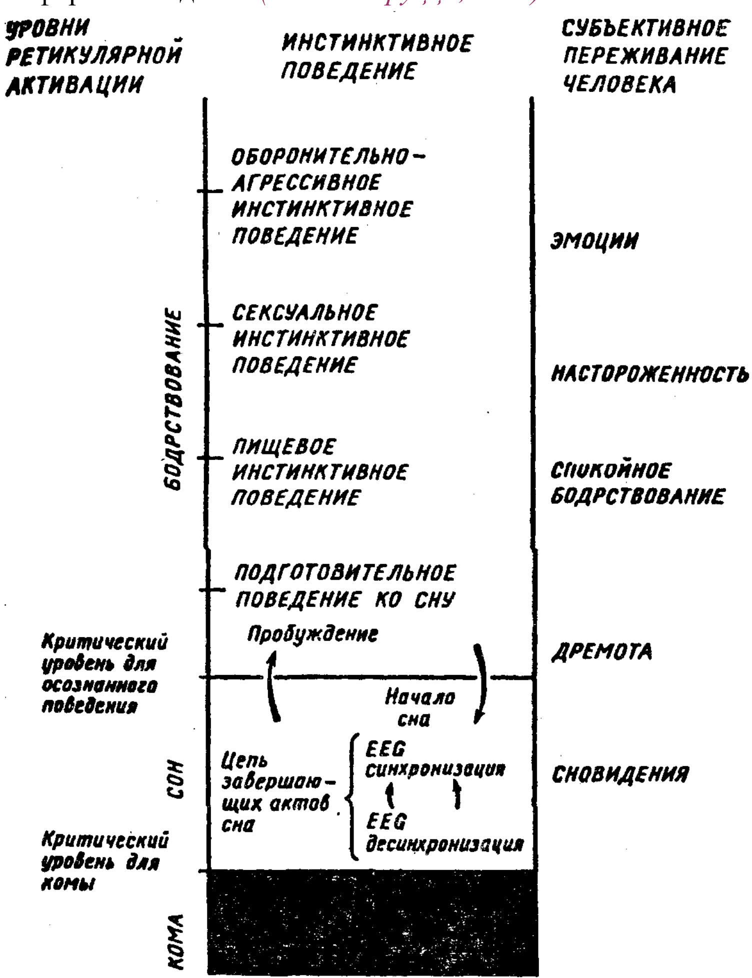
Экспериментально соотношение уровня бодрствования и ФС изучалось Е.Н. Соколовым и Н.Н. Даниловой. В качестве предполагаемой меры уровня функционального состояния была взята средняя частота спайковых разрядов неспецифических и специфических нейронов таламуса кролика. Уровень бодрствования оценивался по комплексу ЭЭГ, вегетативных (дыхательных) и моторных реакций. Было найдено, что ранг уровня бодрствования линейно зависит от функционального состояния мозга, оцениваемого средней частотой спайковых разрядов неспецифических нейронов таламуса кролика (рис. 42).

В схеме, суммирующей полученные результаты и представления авторов о соотношении функциональных состояний, уровней бодрствования и инстинктивного поведения (безусловных рефлексов) с эффективностью исполнения задания, классификация инстинктивного поведения, предложенная Дж. Моруцци, дополнена ориентировочным поведением. Безусловные рефлексы: оборонительный, пищевой, половой, ориентировочный, переход ко сну, сон — располагаются

358

Рис. 41. Соотношения уровней рекулярной активации, форм инстинктивного поведения и субъективных переживаний.

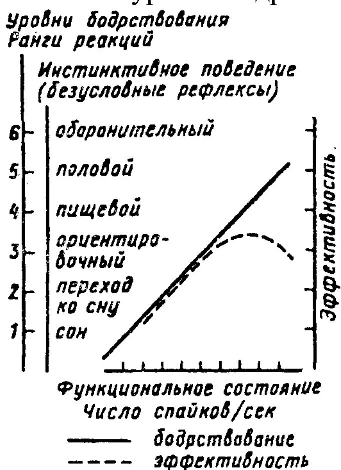
Эмоции представлены в качестве одного из видов эмоционального переживания. Каждому уровню ретикулярной активации соответствует определенный тип инстинктивного поведения. Выделена подготовка ко сну как форма поведения *(по ж. Моруцци, 1969)*



359

Рис. 42. Зависимость между функциональным состоянием, уровнем бодрствования, инстинктивным поведением

Рис. 42. Зависимость между функциональным состоянием, уровнем бодрствования, инстинктивным поведением (безусловными рефлексами) и эффективностью выполнения задания *(по Е.Л. Соколову, Н.Н. Даниловой, 1974).* Виден линейный характер зависимости между частотой разрядов нейрона и уровнем бодрствования или неспецифическим компонентом поведения разного типа и нарушение линейной зависимости для общей эффективности; эмоции здесь не представлены, они размещены вдоль всей оси уровня бодрствования



по шкале уровней бодрствования и каждому из них соответствует определенный уровень функционального состояния. В этой схеме *функциональное состояние выделено в самостоятельное явление.*

В последнее время существенно уточняются *функции модулирующих систем* и, следовательно, механизмов регуляции ФС. При этом выявлена их большая значимость для поведения, чем это представлялось ранее. Взгляд на ФС лишь как на фактор, ухудшающий или улучшающий выполнение деятельности, сменился представлением о его более фундаментальной роли в поведении.

360

Так, показано, что снижение уровня активации нервной системы у крыс, в частности за счет истощения в ЦНС дофамина (ДА), полностью нарушает как приобретенные при жизни навыки, так и врожденное мотивированное поведение. Если такую крысу бросить в бассейн с водой, то она погибает, так как не может плыть. Однако если ее ущипнуть за хвост или охладить воду в бассейне, что действует стимулирующим образом на животное, то крыса плывет и спасается. Таким образом, сохранность нервных связей, определяющих паттерн конкретного поведения, еще не гарантирует его реализацию.

Другой пример может быть взят из работ, в которых изучались природные и приобретенные свойства у нейронов-детекторов. Известно, что свойства детекторов зрительной коры, хотя в основном генетически детерминированы, но тем не менее окончательно они формируются в сенситивный период и сильно зависят от стимульного окружения, в котором содержится новорожденное животное. Так, у котят, воспитанных в окружении вертикальных линий (в вертикальной среде), нейроны зрительной коры реагируют преимущественно на вертикально-ориентированные полосы, тогда как большая часть зрительных нейронов котят, воспитанных в горизонтальной среде, реагирует на горизонтальные линии. Особенности зрительного воспитания впоследствии сказываются и на поведении. Воспитание в горизонтальной среде вызывает у котенка трудности при передвижении между ножками стула. Котята, содержащиеся в вертикальной среде, затрудняются при хождении по ступенькам лестницы. В опытах В. Зингера у котят в сенситивный период изменяли бинокулярную стимуляцию глаз. Для этого один глаз закрывали или изменяли его положение в орбите (искусственное косоглазие). В результате у нейронов-детекторов зрительной коры формировались

361

аномальные связи: детекторы теряли свойство бинокулярности. Далее было показано, что модификация свойств у детекторов в сенситивный период под влиянием сенсорной среды возможна лишь при сохранении модулирующего, активирующего входа к ним от ретикулярной

формации среднего мозга и таламической неспецифической системы. Если устранить эти неспецифические, активирующие влияния, например разрушением ретикулярного ядра таламуса, что сопровождалось потерей ориентировочной реакции на стимул, то *процесс формирования детекторов в сенситивный период приостанавливался в том полушарии, связи которого с ретикулярным ядром таламуса разрушались,* и сохранялся в другом полушарии, которое продолжало получать модулирующие, неспецифические воздействия от своего ретикулярного ядра. Таким образом, для нормального формирования в сенситивном периоде свойств у нейронов-детекторов необходимы ориентировочные реакции, которые предполагают активацию от модулирующей неспецифической системы мозга.

Модулирующие влияния в ЦНС играют не менее важную роль для процесса обучения, чем, скажем, подкрепление условного раздражителя безусловным. Показано, что примерно у 40% нейронов гиппокампа кролика можно выработать условные рефлексы при сочетании звукового стимула с электрокожным раздражителем. При этом параллельно со становлением условного рефлекса идет процесс формирования другой условнорефлекторной связи, специально изменяющей состояние данного нейрона, что выражается в росте его фоновой активности — частоты спайков («ассоциативный тонический ответ») [16]. Если по каким-либо причинам условнорефлекторное изменение состояния данного нейрона не возникает, то и вырабатываемый у него условный рефлекс не обнаруживается. Это дало

362

основание для заключения, что *ассоциативный процесс включает в себя формирование состояния, качественно специфического для каждой временной связи.* Данное явление — один из ведущих механизмов формирования условнорефлекторного поведения. Деятельность не существует отдельно от состояния и выступает как единое целое с ним. Таким образом, существует два механизма условнорефлекторной деятельности: 1) настроечный, регулирующий состояние мозга и создающий определенный уровень возбудимости и работоспособности нервных центров и 2) запускающий, который инициирует ту или иную условную реакцию. Б.И. Котляр вводит *принцип функционального полиморфизма мозга,* согласно которому состояние мозга соответствует виду деятельности и каждому состоянию соответствует качественная специфичность структуры церебральной нервной сети. Таким образом, *механизм регуляции ФС является базальным механизмом интегративной деятельности мозга.* От того, как функционирует модулирующая система мозга, зависит и обучение, и осуществление врожденного поведения.

ФС в отношении поведения выполняет прежде всего операционную функцию. Оно включено в состав целенаправленного поведения как средство для его успешного осуществления. Вместе с тем *ФС может выступать в качестве цели поведения.* Это особенно очевидно выступает при рассмотрении ориентировочно-исследовательской деятельности и поведения регуляции цикла бодрствование—сон.

Дефицит активации организма, особенно в условиях сенсорной депривации, побуждает человека и животных к ориентировочно-исследовательскому поведению. Многочисленные наблюдения свидетельствуют о стремлении животных к новому, к исследованию незнакомых пространств, к манипулированию сложными устройствами. О существовании самостоятельной

363

потребности в новизне свидетельствует и то обстоятельство, что на ориентировочном подкреплении возможно обучение: выработка сложных инструментальных рефлексов у крыс, тонкой дифференцировки стимулов у обезьян и др.

Другим типом поведения, в котором ФС выступает в качестве цели поведения, является сон. Согласно Дж. Моруцци, переход ко сну представляет определенный вид мотивированного поведения (инстинкта), в котором можно выделить подготовительные действия, завершающие акты и цель поведения. Цикл бодрствования—сон, с точки зрения Т.Н. Ониани[27], отражает циклическое чередование мотивации сна и мотивации бодрствования. В его основе работа гомеостатического механизма, реализуемого в смене и чередовании двух форм поведения, принципиальное отличие которых выражается в различии функциональных состояний: сна и бодрствования.

Конкретное ФС человека и животного всегда зависит от целого ряда факторов. Это прежде всего *мотивация,* то, ради чего выполняется конкретная деятельность. Чем значимее мотивы, тем выше уровень ФС. *Содержание самого труда* — наиболее важный регулятор ФС. Уже в самом задании заложены определенные требования к специфике и уровню ФС. Общий *уровень сенсорной*

нагрузки от сенсорного пресыщения до сенсорной депривации также изменяет ФС. Конкретное ФС зависит от *исходного уровня активности* нервной системы, сохраняющей след от предшествующей деятельности субъекта. Наконец, специфика и уровень ФС существенно зависят от *индивидуальных особенностей субъекта,* в частности от таких его свойств, как сила—слабость нервной системы, экстроверсия—интроверсия, тревожность и т. д. Так, индивиды с сильной нервной системой менее устойчивы к монотонии и раньше слабых показывают падение уровня активности нервной системы.

364

§ 2. Нейроанатомия функциональных состояний

Открытие исследователем из Лос-Анжелеса Г. Мэгуном и итальянским ученым Дж. Моруцци в 1949 г. ретикулярной активирующей системы мозга имело решающее значение для понимания механизмов регуляции функциональных состояний. Они показали, что электрическая стимуляция срединной части ствола мозга (ретикулярной системы) во время сна животного пробуждает его и поддерживает бодрствование.

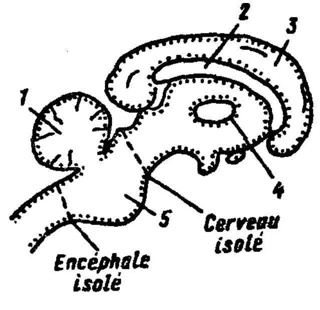
По существу, изучение восходящей активирующей системы было начато еще раньше, уже классическими опытами Ф. Бремера с перерезками ствола мозга, результаты которых были опубликованы в 1935 г. Делая перерезки на уровне среднего мозга, он получил препарат, который назвал cerveau isolé (рис. 43). Его электрическая активность такая же, как у нормального спящего животного: в ЭЭГ постоянно возникают так называемые сонные веретена — регулярные высокоамплитудные колебания с частотой 8-12/с. При этом зрачок у животного сужен, что также типично для нормального сна.

Другой препарат Ф. Бремер получил в результате рассечения ствола мозга на уровне его соединения со спинным (рис. 43). Препарат получил название encéphale isolé. Он имел ЭЭГ и реакции зрачка такие же, как и у нормального животного. Для него было характерно чередование «сна» и «бодрствования» (по показателям ЭЭГ и диаметра зрачка) (рис. 44). Оба препарата различались тем, что у cerveau isolé сенсорными раздражениями можно было вызвать лишь краткие периоды пробуждения, тогда как у encéphale isolé аналогичная стимуляция вызывала длительное пробуждение. Таким образом, у нормального животного и у encéphale isolé, по-видимому, существует центральный

365

Рис. 43. Схема ствола мозга кошки, показывающая места перерезки при создании препаратов encéphale isolé и cerveau isolé

Рис. 43. Схема ствола мозга кошки, показывающая места перерезки при создании препаратов encéphale isolé и cerveau isolé; *1* — мозжечок, 2 — мозолистое тело, *3* — кора, *4* — таламус, 5 — Варолиев мост

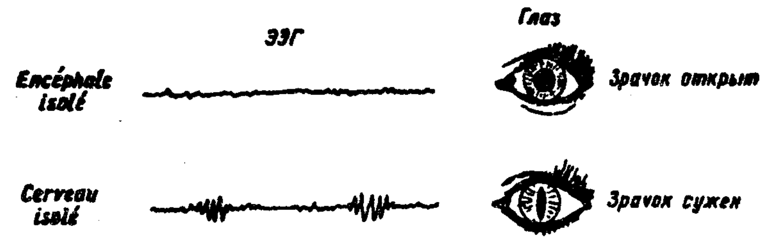


механизм поддержания бодрствования во время интервалов между раздражениями, но эта система отсутствует у препарата cerveau isolé. Именно этому центральному механизму в экспериментах Дж. Моруцци и Г. Мэгуна было найдено место. Их открытия хорошо объясняли эксперименты Бремера: *источником ЭЭГ-активации являются не только сенсорные пути, но и ретикулярная формация среднего мозга.* Животные с ретикулярными разрушениями становились сонными, обездвиженными и оставались такими по крайней мере в течение нескольких дней после

Рис. 44. Сравнение ЭЭГ и величины зрачка у препаратов encéphale isolé и cerveau isolé

Рис. 44. Сравнение ЭЭГ и величины зрачка у препаратов encéphale isolé и cerveau isolé. Быстрая и

низкоамплитудная активность в ЭЭГ и расширенный зрачок, наблюдаемые у препаратов encéphale isolé, свойственны нормальному бодрствующему животному, а синхронизированные веретена в ЭЭГ и суженный зрачок типичны для cerveau isolé и нормального спящего животного *(по Ф. Бремеру, 1937)*



366

операции. В ЭЭГ у них регистрировались сонные веретена, а сильные слуховые и тактильные раздражители могли вызывать лишь кратковременное пробуждение. Таким образом, приход сенсорных импульсов в кору по специфическим путям не ведет еще к длительному бодрствованию, но если ретикулярная формация сохранна, то импульсы, приходящие в нее по коллатералям от сенсорных путей, приводят к длительной активации коры.

Не менее важен для регуляции сна и бодрствования задний гипоталамус. Как показали исследования, он обусловливает *поведенческую активацию,* а ретикулярная формация более важна для *реакции пробуждения, отражающейся в изменении ЭЭГ.* У человека она возникает в виде блокады альфа-ритма (8-13/с) и/или усиления бета-активности (14-30/с). У животных ЭЭГ-реакция пробуждения обычно представлена усилением гиппокампального тета-ритма или общей десинхронизацией ЭЭГ. Повреждение заднего гипаталамуса приводит к сонливости в поведении, тогда как в ЭЭГ регистрируется высокочастотная, низкоамплитудная активность бодрствования. Наоборот, кошки с повреждениями в ретикулярной формации по поведению были не сонными: они следили за зрительными стимулами, тогда как у них в ЭЭГ доминировали медленные волны сна. Т. е. возможна *диссоциация поведенческой и ЭЭГ-активации,* что указывает на существование двух относительно самостоятельных механизмов регуляций функционального состояния.

Способность ретикулярной формации регулировать сенсорные пороги впервые экспериментально была изучена Д. Линдсли. В опытах на кошках и обезьянах он наблюдал, что электрическая ритмическая стимуляция ретикулярной формации (100-300/с) сопровождалась снижением порогов дискретности. После ретикулярной стимуляции в зрительной коре

367

на каждую вспышку света, следующую с интервалом в 50 мс, возникает по отдельно вызванному потенциалу, тогда как до раздражения обе вспышки воспринимались слитно: на две вспышки возникал один вызванный потенциал. В опытах Дт. Фустера, выполненных в той же лаборатории, облегчение процесса восприятия под влиянием электрической стимуляции ретикулярной формации было исследовано при распознавании обезьянами двух конусовидных предметов, различающихся ребристой и гладкой поверхностью. Предварительно у обезьян вырабатывался инструментальный рефлекс выбора одного из предметов, который всегда подкреплялся пищей. Выбирая предмет, обезьяна должна была протянуть руку в отверстие, над которым с помощью тахистоскопа экспонировалось его изображение. При выработке рефлекса время экспозиции было достаточным для рассмотрения фигур. В основной же серии эксперимента, после того как инструментальный условный рефлекс был уже выработан, определялось минимальное время экспозиции, при котором возможно зрительное различение. Этот опыт повторялся с ретикулярной стимуляцией и без нее. Электрическая стимуляция ретикулярной формации значительно увеличивала процент правильных реакций выбора и укорачивала время двигательной реакции. Если бы только сократилось время реакции, можно было бы предполагать, что главный эффект ретикулярной формации в увеличении тонуса мышц через нисходящие пути. Однако значительное увеличение числа правильных выборов, особенно на короткие экспозиции (1 мс), свидетельствует о росте кортикальной активации и улучшении селективного внимания, которое обусловлено восходящими активирующими влияниями.

Не менее важная роль в регуляции активности мозга принадлежит таламусу. Эта структура поражает

368

своей склонностью к генерации ритмической электрической активности. В ответ на одиночное электрическое раздражение специфического, ассоциативного или неспецифического ядра

таламуса в нем возникает *ритмический разряд последействия* в виде серии волн затухающей амплитуды одной частоты (8-12/с).

Кроме того, в таламусе чаще, чем в других структурах мозга, спонтанно возникают медленные волны («сонные» веретена), которые сходны с *корковыми веретенами* (16-18/с).

Повторная электрическая стимуляция неспецифических ядер таламуса на частоте около 8-12/с вызывает в коре *реакцию рекрутинга,* которая воспроизводит частоту стимуляции и очень похожа на веретена, спонтанно возникающие в коре. На этом основании Р. Морисон и Ф. Демпси, первыми открывшие рекрутирующий ответ, предположили существование в срединной части таламуса *генерального пейсмекера* или *ритмического осциллятора,* распространяющего синхронизированные влияния на обширные области коры в виде медленных волн ЭЭГ.

Между ретикулярной активирующей системой и таламической системой выявлены реципрокные отношения: первая обусловливает пробуждение и активацию, вторая — подавление кортикальной возбудимости и сон.

Однако представление о функции таламуса только как тормозной было отвергнуто экспериментами Г. Джаспера. В 1955 г. появилась его теория о диффузно-проекционной таламической системе, согласно которой неспецифические структуры таламуса могут влиять на кору не только тормозно, но и активирующе. Реакции активации коры, вызываемые с таламуса, локальны и имеют более короткую продолжительность по сравнению с ЭЭГ-активацией, обусловленной активирующей системой ствола мозга. Они также

369

более устойчивы к угашению, чем генерализованная ЭЭГ-активация.

Таким образом, ЭЭГ-реакции активации, вызываемые активизирующей системой ствола мозга и неспецифической системой таламуса, различаются как *генерализованные* и *локальные, тонические* и *фазические, быстро* и *медленно угасающие.* Эти особенности позволяют связывать функцию активирующей системы ствола мозга с поддержанием определенного уровня активности в нервной системе, а таламическую неспецифическую систему с селективным вниманием и локальным ориентировочным рефлексом.

Существование в неспецифическом таламусе двух систем: *активирующей* и *тормозной* — было экспериментально подтверждено также работами М. Монье с сотрудниками. По их данным, стимуляция неспецифического таламуса низкой частотой (3-25/с) при слабых интенсивностях и больших длительностях электрического импульса возбуждает тормозную систему таламуса, увеличивая в ЭЭГ процент дельта-волн и веретен, тогда как высокочастотная стимуляция импульсами меньшей длительности и большей интенсивности возбуждает активирующую систему таламуса. У одного и того же нейрона моторной коры низкочастотная стимуляция таламуса снижает, а высокочастотная увеличивает частоту его разрядов.

Исследование нейронных механизмов модулирующей функции таламуса показало существование в нем *нейронных пейсмекеров ритмической активности.* Они были найдены в специфических ядрах таламуса [52] в неспецифическом таламусе [11]. Эти нейроны в условиях покоя имеют тенденцию разряжаться последовательностью пачек спайков, их появление коррелирует с возникновением в ЭЭГ сонных веретен и медленных волн. Пачечные разряды нейронов таламуса *фазовоспецифичны,* они привязаны к определенным

370

фазам медленных волн ЭЭГ (ВП и реакции перестройки биотоков мозга на мелькающий свет). Сенсорные раздражения (звуковые, кожные и др.) вызывают в таламусе реакцию десинхронизации в виде разрушения пачек спайков [11]. Нейронной реакции десинхронизации соответствует появление ЭЭГ-реакции активации. *Нейроны неспецифического таламуса, демонстрирующие реакции синхронизации и десинхронизации и контролирующие ЭЭГ-активность, обладают свойством авторитмичности.* Они обнаруживают эффект резонанса, который может быть выявлен мелькающим световым раздражителем. *Таламический пейсмекер ритмической активности — сетевой пейсмекер, включающий интернейроны с обратными отрицательными и положительными связями.*

Таламические структуры мозга оказывают на кору двойное влияние. В режиме пачечной активности они тормозят ее, вызывая синхронизацию ЭЭГ. При одиночных спайковых разрядах кора испытывает активирующее воздействие, выражающееся в десинхронизации ЭЭГ. Передача эстафеты активирующих влияний с уровня ретикулярной формации ствола мозга на уровень таламический означает переход от генерализованной активации коры к локальной.

К структурам мозга, которые влияют на ЭЭГ- и поведенческую активацию, относится и

фронтальная кора. Она сдерживает чрезмерное возбуждение в ЦНС. Один из классических синдромов повреждения фронтальной коры — появление у животных двигательной гиперактивности. Предполагают, что возбуждения ретикулярной формации активируют фронтальную кору, которая в свою очередь через отрицательную обратную связь снижает активность ретикулярной формации. С именем Дж. Моруцци связано открытие в средней части Варолиева моста тормозной системы, способной вызывать сон *(синхронизирующего центра*

371

Моруцци). Им показано, что перерезка ствола мозга на уровне середины моста приводит к устойчивой ЭЭГ-десинхронизации в коре и, как можно судить по ограниченным двигательным реакциям такого препарата, к его постоянному бодрствованию. Сенсорный поток у такого препарата не больше, чем у cerveau isolé, который все время спит. Следовательно, при перерезке Варолиева моста исчезновение сна связано с устранением некоторых тормозных синхронизирующих влияний, обычно поступающих из ретикулярной системы моста. Одностороннее разрушение в середине моста вызывает появление десинхронизированной ЭЭГ только на стороне поражения. Раздельное фармакологическое выключение ростральных и каудальных частей ствола мозга также подтверждает существование синхронизирующего центра в его каудальной части. Введение барбитурата (теопентала), который блокирует нейроны ретикулярной формации, в сонную артерию, снабжающую кровью средний мозг и вышележащие структуры, вызывало синхронизацию ЭЭГ, что соответствовало отключению активизирующей ретикулярной системы. Введение того же вещества через позвоночную артерию, поставляющую кровь в заднюю часть моста и продолговатый мозг, вызывало десинхронизацию ЭЭГ. Этот эффект соответствует выключению тормозной синхронизирующей системы.

П. Делл и М. Бонвале выявили существование *бульварного тормозного механизма, синхронизирующего ЭЭГ и оказывающего физическое торможение.* Благодаря этому механизму в процессе угашения ориентировочного рефлекса укорачивается ЭЭГ-реакция активации.

В 1967 г. М. Жуве в стволе мозга была открыта новая структура, играющая критическую роль в развитии медленного сна, — *ядра шва,* которая захватывает срединную часть продолговатого мозга, моста и

372

среднего мозга. Ее разрушение устраняло синхронизацию ЭЭГ и медленный сон. С помощью специальной методики флуоресценции гистохимики в Швеции показали, что нейроны ядер шва синтезируют серотонин и направляют его через свои аксоны к ретикулярной формации, гипоталамусу, лимбической системе. Серотонин — тормозный медиатор моноаминергической системы мозга. Блокада синтеза серотонина устраняет у кошки медленный сон, у которой сохраняется лишь парадоксальный сон и бодрствование, удлиненное за счет медленного сна.

Предполагают, что тормозная функция фронтальной коры реализуется через систему ядер шва. С ядрами шва и фронтальной корой тесно взаимодействует и преоптическая область гипоталамуса, вызывающая синхронизацию ЭЭГ и поведенческий сон. Преоптическая область имеет мощные проекции к орбитальной коре и ядрам шва.

В латеральной части покрышки ствола мозга обнаружено скопление нейронов, синтезирующих норадреналин *(синее пятно).* Стимуляция синего пятна вызывает торможение нейронной активности во многих структурах мозга при росте двигательного возбуждения животного и ЭЭГ-десинхронизации. Полагают, что активирующее влияние синего пятна осуществляется через механизм торможения тормозных интернейронов. *Ядра шва и синее пятно действуют как антагонисты.* Их активация противоположно влияет на фоновую ЭЭГ. Обе системы находятся в реципрокных отношениях: разрушение одной из них усиливает метаболическую активность другой (процессы синтеза норадреналина или серотонина).

Рядом с синим пятном существует *группа гигантских ретикулярных нейронов,* которые направляют свои аксоны вверх и вниз к различным структурам мозга. Это тоже критическая структура для развития парадоксального сна. В бодрствовании и МС эти нейроны

373

не активны, они редко разряжаются спайками. Но они первыми реагируют на наступление ПС. Их активность драматически возрастает и остается на этом уровне в течение всего периода ПС. Во время ПС кроме тонической активности у них можно видеть взрывы спайков, которые непосредственно предшествуют быстрым движениям глаз.

По мнению Г. Шеперда [49], управление сном и бодрствованием осуществляется группой структур, которые образуют распределенную систему в мозге. Важнейшую роль в этой системе

играют три стволовых центра, в каждом из которых действует особый медиатор. Состояние бодрствования связано с активностью норадренергических волокон (синее пятно), а глубокий медленный сон — с активностью серотонинергических волокон (дорзальные ядра шва). Интересную гипотезу, объясняющую взаимодействие этих центров в 1977 г. выдвинули исследователи из Гарвардского университета А. Хобсон и Р. Мак-Карли. Они считают, что чередование бодрствования и сна задается холинергическими гигантскими ретикулярными нейронами гигантоклеточного ядра моста, которые характеризуются самовозбуждающимися связями. Возбуждаясь, эти нейрону посылают импульсы к синему пятну и дорзальным ядрам шва. Во время бодрствования их активность подавлена за счет тормозных влияний из синего пятна. Под влиянием гигантоклеточного ядра моста находятся многие структуры мозга, которые и обусловливают различные тонические и фазические проявления ПС.

§ 3. Физиологические индикаторы функциональных состояний

Выделяют три основные группы физиологических реакций, по которым судят об изменении ФС человека:

374

двигательные, вегетативные и электроэнцефалографические.

Среди *двигательных показателей* часто используют уровень двигательной активности. Он может быть измерен количеством и интенсивностью различных фазических двигательных реакций, приходящихся на определенный интервал времени. Важным показателем является также уровень фонового мышечного напряжения (тонуса), при котором удерживается определенная поза или выполняются различные движения.

В качестве *вегетативных показателей* широко используются характеристики дыхательной системы (частота и глубина дыхания); кожногальванический рефлекс, его тоническая и фазическая форма, или изменение проводимости кожных покровов; гистограмма желудка, отражающая ее тонический и фазический компоненты; артериальное давление; расширение и сужение сосудов головы и конечностей. Для измерения мозгового кровотока получили распространение методы реографии и томографии. Среди показателей сердечно-сосудистой системы используют среднюю частоту пульса и ее дисперсию, систолический (ударный) объем пульса, а также минутный объем сердца.

Систолический объем сердца измеряется количеством крови, которое сердце выбрасывает в сосуды при каждом сокращении. У взрослого человека в состоянии относительного покоя систолический объем каждого желудочка составляет 70-80 мл. Минутный объем сердца — количество крови, которое сердце выбрасывает в легочный ствол и аорту за 1 мин. Он измеряется как произведение величины систолического объема на частоту сердечных сокращений в 1 мин. В среднем минутный объем составляет 3-5 л. При интенсивной работе он увеличивается до 30 л и более. При менее тяжелой работе минутный объем сердца растет за счет повышения величины систолического объема

375

и частоты сердечных сокращений, а при большой мощности только за счет учащения сердечного ритма. При больших нагрузках систолический объем может увеличиваться до 150-200 мл, ЧСС до 200 уд/мин, а АД в плечевой артерии возрастать до 200 мм рт. ст.

ЧСС, которая часто используется в качестве объективного показателя функционального состояния и его сдвигов под влиянием той или другой нагрузки, является результатом взаимодействия симпатического и парасимпатического отделов автономной нервной системы. При этом возрастание ЧСС может возникать не только в результате роста симпатических влияний, но и за счет снижения парасимпатической активности. Поэтому данные о частоте пульса должны быть дополнены информацией об активности симпатической и парасимпатической систем. Таким показателем, более полно характеризующим состояние сердечнососудистой системы, является индекс напряжения (ИН), предложенный Р.М. Баевским:

$$\text{ИН} = \frac{\text{АМО}}{2\Delta x \cdot \text{МО}}, \text{ где}$$

МО — мода, наиболее вероятное значение случайной величины (центр гистограммы Р-Р интервалов); АМО — амплитуда моды (вероятность доминирующего Р-Р интервала); **Δ**x — вариационный размах Р-Р интервалов; $\Delta x = x_{макс} - x_{мин}$.

Индекс напряжения пропорционален средней частоте сердечных ударов и обратно пропорционален величине разброса интервала между Р-Р зубцами ЭКГ (вариационному размаху).

Величина АМО пропорциональна активности симпатической регуляции ритма сердца, Ах увеличивается параллельно активности парасимпатической (вагусной) регуляции. Индекс напряжения наиболее полно описывает гистограмму распределения Р-Р интервалов.

376

Показано, что с ростом тренировки у спортсменов независимо от возраста и пола достоверно увеличивается мода и средняя величина вариационного размаха, уменьшается средняя величина амплитуды моды, т. е. уменьшается индекс напряжения. Для тренированного спортсмена высокой квалификации характерна низкая частота пульса в покое (брадикардия) и резкое возрастание ЧСС на физическую нагрузку. Это говорит о широком рабочем диапазоне, в котором функционирует его сердце.

Построение частотных спектров ритмограммы сердца на базе ЭВМ существенно расширило возможности оценки ФС по этому показателю. В работах Д.Н. Жемайтите в спектрах ритмограммы выделены частотные зоны, характеризующие активность симпатического, парасимпатического и эндогенного механизмов регуляции сердечно-сосудистой системы.

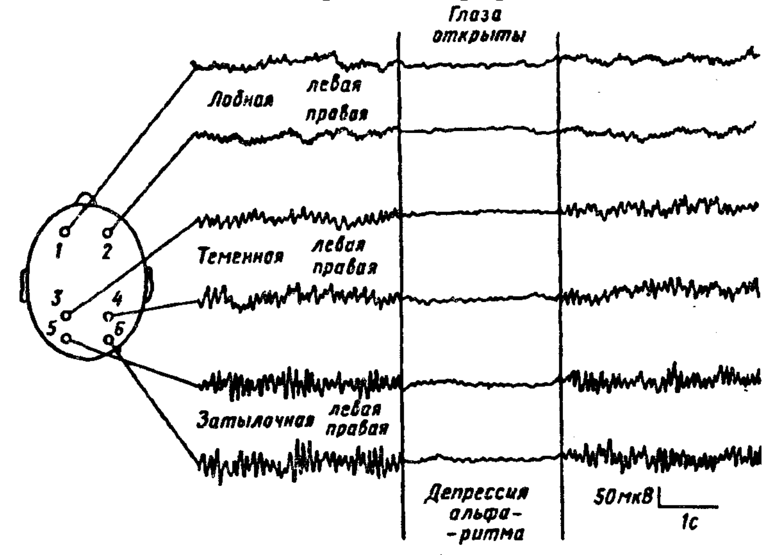
Для диагностики ФС, особенно в клинике, широко используют различные *ЭЭГ-реакции.* При визуальном анализе ЭЭГ обращают внимание на выраженность альфа-ритма, так как при малейшем привлечении внимания к любому стимулу развивается его депрессия или *реакция блокады, альфа-ритма* (рис. 45). Хорошо выраженный альфа-ритм — показатель покоя, релаксации. Более сильная реакция активации выражается не только в блокаде альфа-ритма, но и в *усилении высокочастотных составляющих ЭЭГ:* бета-и гамма-активности. Падение уровня ФС выражается в уменьшении доли высокочастотных составляющих и росте амплитуды у более медленных ритмов: тета- и дельта-колебаний.

Количественно оценивать динамику изменения ЭЭГ помогают ее частотные спектры, которые у каждого человека являются его устойчивой индивидуальной характеристикой. Выделяют несколько типов *частотных спектров фоновой ЭЭГ* бодрствования: ЭЭГ

377

Рис. 45. ЭЭГ бодрствующего человека при восьми отведениях с поверхности черепа.

Рис. 45. ЭЭГ бодрствующего человека при восьми отведениях с поверхности черепа. Локализация активных электродов указана на схеме слева. Индифферентный электрод на мочках ушей. Когда испытуемый открывает глаза, возникает депрессия альфа-ритма



с альфа-ритмом (1) и без альфа-ритма (2), а также с преобладанием бета-активности (3) и спектра ЭЭГ десинхронизированного типа, когда ни один из ритмов не доминирует (4).

Реакция перестройки биотоков мозга более чувствительно реагирует на изменение ФС, чем фоновая ЭЭГ. Она состоит в следовании колебаний ЭЭГ за частотой ритмической сенсорной стимуляции. Так, биотоки мозга особенно легко воспроизводят ритм световых мельканий. В тех случаях, когда частота световых мельканий не соответствует ФС, в ответе появляются *гармоники:* высокие (вторая, третья и т. д.), когда на фоне возбуждения на каждую вспышку мозг реагирует

378

появлением не одного, а двух или трех колебаний. Со снижением ФС в биотоках воспроизводятся *субгармоники* — частоты, в два-три раза более редкие, чем световые мелькания. *Количественно*

реакция перестройки биотоков мозга также может быть измерена с помощью ее частотного спектра.

Об изменении ФС можно также судить по изменению *реактивных потенциалов* (последовательности колебаний) на одиночный стимул. Их выделение из ЭЭГ стало возможным благодаря технике когерентного накопления. Среди реактивных потенциалов различают *вызванные потенциалы* (ВП) или усредненные вызванные потенциалы (УВП). Их получают в результате усреднения реактивных потенциалов относительно вызывающих их сенсорных стимулов. Усреднение ЭЭГ относительно начала двигательной реакции привело к выделению другой группы реактивных потенциалов, которые получили название *«с событиями, связанные потенциалы».*

Изменения ФС отражаются в ранних компонентах ВП с латенцией пика менее 100 мс. С привлечением внимания к стимулу, под влиянием инструкции или в результате действия экстрараздражителя, который, как известно, усиливает ориентировочные реакции и сдвигает ФС в сторону возбуждения, амплитуда их растет, латенция уменьшается. Многие исследователи связывают с ориентировочным рефлексом поздний компонент вызванного потенциала — П300, так как его амплитуда увеличивается при предъявлении редкого, неожиданного стимула или на изменение многократно повторявшегося стимула. Однако, по другим данным, амплитуда волны П300 зависит и от других факторов. Увеличение амплитуды П300 связано с процессами, развивающимися при обучении, и является хорошим прогностическим признаком успешности запоминания. Другой причиной роста **П300** может

379

быть моторный потенциал — положительное отклонение, сменяющее негативный потенциал готовности. По своим временным параметрам он совпадает с П300.

В составе ВП выделяют несколько негативных потенциалов. Среди них Р.Наатаненом выделена *негативность рассогласования* — негативный потенциал с пиковой латенцией около 100 мс и длительностью около 200 мс. Его получают в результате процедуры вычитания УВП на стандартный (наиболее часто повторяющийся) стимул из УВП на стимул, который отличается от стандарта и редко применяется. Чем больше различие между стимулами, тем больше негативность рассогласования. Этот показатель рассматривается как выражение рассогласования возбуждения от редко предъявляемого стимула с нервной моделью стандартного, повторяющегося стимула. За негативностью рассогласования часто следует двухфазное негативно-позитивное колебание, которое усиливается с новизной и субъективной значимостью стимула. Негативный компонент этого колебания получил название *процессорной негативности.* Выделяют также негативность с латенцией пика около 150 мс в затылочных областях и латенцией 100 мс в вертексе, которая обнаруживает связь с эмоциональной напряженностью. У тревожных лиц его амплитуда увеличена. Усиление Н150 положительно коррелирует с числом ложных тревог и трудностями при выполнении задания (плохим опознанием эталонного стимула). *Компонент* Н150 используют в диагностических целях при определении ФС с повышенной эмоциональной напряженностью.

§ 4. Гетерогенность модулирующей системы мозга

Одно время считалось, что, несмотря на большое разнообразие физиологических реакций (ЭЭГ, КГР,

380

ЭКГ, ЭМГ и др.), которые обычно используются для оценки ФС, все они в одинаковой мере связаны с активацией неспецифической системы мозга и что по динамике любой из них можно предсказать изменение всех остальных реакций. Такой подход основывался на появившейся в 1951 г. концепции Д. Линдсли о единстве и синергизме восходящих и нисходящих влияний от неспецифической системы мозга, обусловливающих параллелизм всех ЭЭГ-х, вегетативных и моторных реакций активации.

Однако позже были получены данные о низких коэффициентах корреляции между различными показателями активации, а также о диссоциации ЭЭГ и поведенческого пробуждения. Введение собаке атропина вызывает ЭЭГ медленного сна, в то время как животное поведенчески продолжает бодрствовать. С помощью физосигмина можно вызвать активированную ЭЭГ, тогда как животное будет находиться в состоянии дремоты.

Многочисленные данные о разнонаправленном изменении различных показателей активации (в том числе ЭЭГ и ЧСС) были обобщены Дж. Лейси в его концепции «дирекционной фракционности активации». По Лейси, существует не единая система неспецифической

активации, а несколько субсистем, выражением которых являются вегетативные, моторные и ЭЭГ-реакции.

П.К. Анохину [1] принадлежит концепция «специфичности неспецифической активации». Он утверждает, что каждый тип мотивации обеспечивается возбуждением собственной неспецифической активирующей системы, обладающей особой химической специфичностью. В опытах на животных он выделил и описал различные ЭЭГ паттерны для оборонительной, пищевой и ориентировочной мотивации и, используя различные фармакологические вещества,

381

продемонстрировал возможность избирательной блокады каждого из этих состояний.

Известна точка зрения А.А. Роутенберга, выделяющего две системы активации: лимбическую систему и ретикулярную формацию ствола мозга с их относительным антагонизмом. Активирующая ретикулярная формация обеспечивает энергетическую базу исполнения реакций и имеет тенденцию участвовать в оборонительном поведении, тогда как лимбическая система занята преимущественно активацией вегетативных процессов и связана с подготовительными фазами поведения.

С помощью факторного анализа ЭЭГ затылка и лба В.М. Русаловым выделено четыре общемозговых интегральных ЭЭГ-фактора: 1) фактор энергии медленных волн; 2) фактор частоты медленных ритмов; 3) фактор активности бета-2; 4) фактор пространственно-временной сопряженности ЭЭГ. Факторы рассматриваются как отражение независимых аспектов регуляции уровня неспецифической активации, за которыми стоит функционирование раздельных и относительно самостоятельных систем активации мозга.

В свете этих представлений *функциональное состояние является результатом взаимодействия или баланса отдельных субсистем активации, т. е.* ФС — явление системное, которое требует системного подхода.

Серьезное подтверждение существования субсистем активации, взаимодействие которых определяет функциональное состояние человека, получено в психофизических экспериментах.

В исследованиях Р. Тейера испытуемые ранжировали по 4-балльной системе собственные состояния (или «субъективную активацию») в соответствии с предложенным списком. Это был перечень прилагательных для различных состояний, укладывающихся в

382

шкалу от напряженного бодрствования до спокойного состояния. Все эмоциональные состояния намеренно исключались. Методом факторного анализа было выделено два генеральных фактора регуляции ФС, взаимодействие которых и определяет особенности каждого состояния. Фактор I был определен как «общая активация и деактивация-сон» или шкала переживаний от бодрствования до сна. На одном полюсе — ощущение мощи, энергии, живости, на другом — ощущение сонливости, усталости. Фактор II («высокая активация и общая деактивация») представлял шкалу переживаний от напряженности до безмятежности и спокойствия. Изменение субъективной активации по шкале бодрствования хорошо коррелировало с изменением температуры тела в цикле бодрствование—сон, и физические упражнения увеличивали уровень субъективной активации по этой шкале. Усиление тревожности сопровождается ростом субъективной эмоциональной активации и падением субъективной активации по шкале бодрствования. Реципрокность изменений двух активации выявилась и в связи с циркадным ритмом.

Две системы субъективной активации методом семантического дифференциала выделены В.И. Викторовым. Показано их различное взаимоотношение с успешностью обучения в вузе. Фактор А, охватывающий континуум состояний от спокойствия до волевого усилия, связан с успешностью обучения куполообразной зависимостью, тогда как фактор Р, соответствующий шкале переживаний от печали до радости, и успешность обучения связаны отрицательной линейной зависимостью.

Несколько субсистем активации можно выделить и в семантическом пространстве «аффективных значений», полученных Ч. Осгудом методом семантического дифференциала. Ведущие факторы пространства

383

Ч. Осгуда интерпретированы как оценка (1), сила (потенция) (2) и активность (3), где фактор активности соответствует шкале эмоциональности, фактор силы — шкале бодрствования, по Р. Тейеру, а фактор оценки — шкале приятных и неприятных переживаний. Существенной особенностью пространства аффективных значений Ч. Осгуда является его универсальность, т. е.

независимость от выборки обследуемых, различающихся культурой, возрастом, уровнем интеллектуального развития, языком. Это указывает на то, что в пространстве аффективных значений, по-видимому, находят отражение некоторые общие физиологические закономерности работы мозга, имеющие отношение к базальным механизмам регуляции состояний человека.

Подтверждение существования двух *субсистем активации: эмоциональной и неэмоциональной* — получено нами при построении семантических пространств состояний методом многомерного шкалирования (по алгоритму Торгерсона). Испытуемые ранжировали степень различия пар слов из списка, который включал как названия эмоций, так и состояний с минимальной эмоциональной компонентой (например, спокойствие, растерянность, уверенность и др.). Семантическое пространство состояний у всех оказалось трехмерным. Его оси ортогональны и интерпретированы как: 1) шкала знаков состояний (положительные — отрицательные состояния); 2) шкала бодрствования или готовности к действию (неэмоциональная активация — НЭА); 3) шкала выраженности эмоционального тона (эмоциональная активация — ЭА).

Индивидуальные семантические пространства состояний различались субъективной значимостью трех основных осей пространства. У лиц с низкой реактивностью (по тесту Я. Стреляу) и высокой экстраверсией (по Г. Айзенку) шкала бодрствования (или неэмоциональной активации) имела более высокий

384

удельный вес по сравнению со шкалой эмоциональной активации.

Представление о системном характере регуляции ФС получило подтверждение и при изучении *специального класса регуляторов ФС — волновых генераторов электрической активности мозга.* Известно, что модулирующая система распространяет два типа влияний: 1) тонические, когда изменяется средний уровень возбудимости нервной системы, и 2) ритмические, когда возбудимость нервных элементов меняется периодически.

Сейчас накоплены многочисленные данные о том, что поток возбуждения, поступающий в мозг по сенсорным путям, квантуется его ритмической активностью (тета-, альфа-активностью, волнами ЭКГ и др.). Ритмической модуляции подвергаются также и исполнительные, двигательные системы. Время простой сенсомоторной реакции, вероятность появления произвольной двигательной реакции модулируются периодом альфа-волны у человека. Ухудшение и улучшение зрительного восприятия эмоционального слова по показателю КГР связаны с различными фазами альфа-волны. Скорость привыкания также зависит от фазы альфа-волны, с которой совпадает подача повторяющегося стимула. Двигательные инструментальные реакции крысы — нажим на педаль и ее отпускание — соответствуют разным противоположным фазам тета-волн. Высказано предположение, что ритмическая активность мозга осуществляет квантование и в системе памяти.

На основе изучения нейронных механизмов ритмической активности мозга у животных и ЭЭГ у человека выделено *два самостоятельных волновых генератора: генератор низкочастотного (7-8 Гц) и среднечастотного (9-10 Гц) альфа-ритма.* Они были идентифицированы как две субсистемы активации:

385

эмоциональной и неэмоциональной. Оба генератора обладают резонансными свойствами. Их активность представлена в УВП разными компонентами. *Конкретное ФС человека в условиях бодрствования определяется балансом двух систем ритмической активности.* При этом чем выше активность среднечастотного альфа-генератора, тем ниже уровень активности низкочастотного генератора, и наоборот [11].

Для среднечастотного альфа-генератора найден ЭЭГ-показатель его активности в виде реакции усвоения ритма световых мельканий, совпадающего с его резонансной частотой. Чем больше доля высоких гармоник в составе реакции усвоения, тем выше уровень активности среднечастотного генератора. Показателем активности низкочастотного альфа-генератора может служить вертекс-потенциал. Чем больше его амплитуда, тем выше активность низкочастотного альфа-генератора.

Оптимальность ФС для выполняемой работы связана с преобладанием активности среднечастотного альфа-генератора над низкочастотным. Взаимоотношение этих двух волновых генераторов или двух систем активации и обусловливает колоколообразную форму кривой, которой обычно описывают отношения эффективности деятельности и ФС. Падение эффективности выполняемой работы при высоких уровнях активации нервной системы детерминировано сдвигом баланса двух систем активации в направлении преобладания системы ЭА над НЭА.

§ 5. Сон

Длительное время господствовало представление о том, что во время сна, когда в течение нескольких часов в организме идут процессы восстановления, наблюдается общее снижение активности тела и мозга.

386

Такое понимание соответствовало особенностям сонного поведения, когда человек или животное, приняв удобную позу, многие часы находились без движения, а также регистрируемой при этом ЭЭГ, в которой появлялись медленные волны.

Позже представление о падении активности мозга во время сна было отвергнуто прежде всего благодаря открытию особой стадии сна, так называемого *парадоксального* или *быстрого сна.* Его открытие в 1953 г. связано с именами аспиранта Э. Азеринского и исследователя Н. Клейтмена, которые во время ночного сна у здоровых людей зарегистрировали быстрые движения глаз. Периоды таких движений в течение ночи появлялись 4-5 раз и, как в дальнейшем было показано У. Дементом и Н. Клейтменом, они совпадали с десинхронизацией в ЭЭГ. По данным М. Жуве, десинхронизация ЭЭГ во время сна сочетается с фазическими двигательными реакциями в вице подергивания конечностей, вибрис, хвоста.

Таким образом, сон — это не просто углубление и распространение торможения. Это сложный процесс, имеющий свои стадии, каждая из которых сама по себе уникальна. Различие между ними не может быть описано количественно. При этом мозг во время сна характеризуется высоким уровнем активности и в некотором смысле даже более высоким, чем при спокойном бодрствовании (рис. 46).

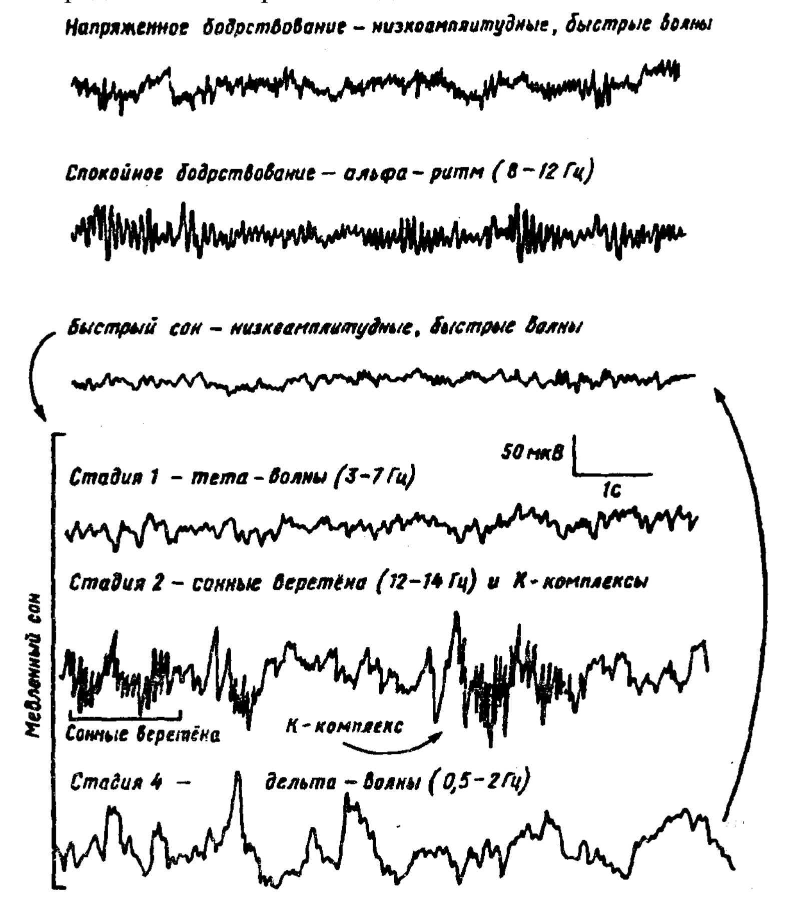
Существует несколько классификаций ЭЭГ-стадий сна человека. Наибольшее распространение получила классификация, предложенная У. Дементом и Н. Клейтменом. Для I стадии характерна ЭЭГ с низковольтной, быстрой активностью, иногда включающей короткие группы альфа-волн; во II стадии в ЭЭГ на уплощенном фоне появляются сонные веретена (12-14 в/с), билатеральные «острые волны» иК-комплекс; в III стадии — сонные веретена в сочетании с

387

высоковольтными дельта-волнами; на IV стадии развивается наиболее глубокий медленный сон: в ЭЭГ дельта-волны без веретен.

Переход от бодрствования ко сну — это особое состояние, которое осуществляется через ряд гипнотических фаз, выделенных и описанных И.П. Павловым

Рис. 46. **ЭЭГ бодрствования и электроэнцефалографические стадии сна у человека.**
Стрелками показано чередование быстрого и медленного сна



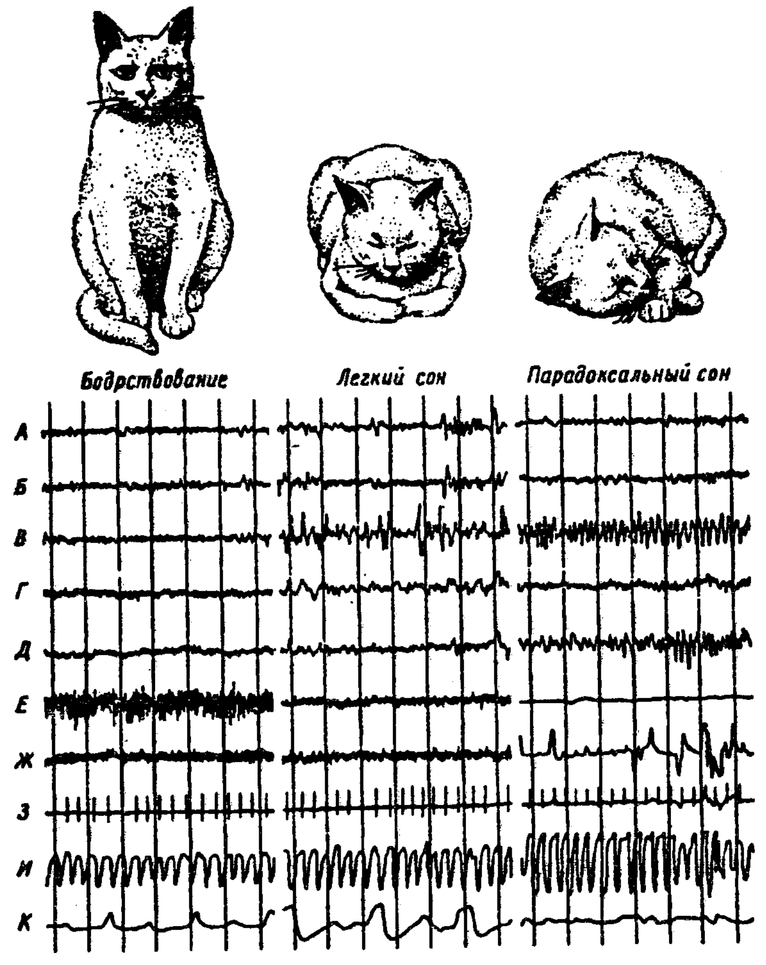
как уравнительная, парадоксальная, ультрапарадоксальная и наркотическая. Гипнотические фазы различают по величине условных рефлексов на сильные и слабые, положительные и отрицательные условные раздражители.

У. Демент, Н. Клейтмен описали и V стадию сна как парадоксальный сон с ЭЭГ десинхронизированного типа и с появлением во время этой стадии энергичных и *быстрых движений глаз* (БДГ), которые иногда сопровождаются подергиванием конечностей, туловища. Качественное отличие V стадии сна от всех других позволило Л. Джонсону настаивать на классификации стадий сна, признающей только две его фазы: с БДГ и без БДГ. Три основные состояния мозга кошки: бодрствование, легкий и глубокий (парадоксальный) сон — показаны на рис. 47. Нормальная кошка примерно две трети времени проводит во сне. Он начинается с 25-минутного легкого сна, который сопровождается 6-7-минутным парадоксальным сном. Во время последнего ее мышцы расслаблены, ее трудно разбудить.

Как *медленный, так и быстрый сон характеризуются тоническими и фазическими явлениями.* Наиболее существенное изменение во время медленного сна по сравнению с бодрствованием — возрастание порогов поведенческого пробуждения на электрическую стимуляцию ретикулярной формации среднего мозга, которые, по данным М. Жуве, увеличиваются на 30-40%. Медленный сон развивается при снижении тонической активности антигравитационной мускулатуры (начало атонии), но иногда уровень мышечного тонуса может оставаться таким же, как и во время бодрствования. На этом фоне могут наблюдаться фазические явления: клонические подергивания конечностей и шеи. У человека эти реакции сопровождаются возрастанием частоты дыхания и сужением

Рис. 47. Бодрствование, легкий сон и парадоксальный сон у кошки.

Рис. 47. Бодрствование, легкий сон и парадоксальный сон у кошки. Сверху вниз: электрическая активность: *А* — сенсомоторной коры, *Б* — эктосильвиевой коры, *В* — вентрального гиппокампа, *Г* — ретикулярной формации среднего мозга, *Д* — моста, *Е* — мышц шеи, *Ж* — движения глаз, *З* — ЭКГ, *И* — плетизмограмма, *К* — дыхание; вертикальные линии — время в секундах *(по М. Жуве, 1967)*



390

сосудов пальца. Увеличивается число спонтанно появляющихся электродермальных ответов (кратковременные изменения кожной проводимости), так называемое явление «вегетативного шторма». Во время МС в ЭЭГ-синхронизированные медленные волны, при этом у части нейронов частота спайковых разрядов в фоне падает, у другой растет. К фазическим явлениям ЭЭГ относят сонные веретена — серии колебаний частотой 11-16 в/с. Их появление совпадает с пачечными разрядами волокон пирамидного тракта и отрицательным сдвигом постоянного потенциала в спинном мозге на уровне мотонейронов (α-мотонейронов). Эти изменения рассматриваются О.Помпеано как причина клонических подергиваний конечностей. М. Жуве одновременно с веретенами наблюдал появление фазической мускульной активности шеи. На II стадии медленного сна сонное веретено часто сопровождается К-комплексом — серией медленных потенциалов большой амплитуды. За ним следуют реакции автономной нервной системы: возрастание частоты сердечных ударов и сосудистая реакция пальцев. Нередко к этим вегетативным реакциям добавляются общие движения тела, обычно с запаздыванием в среднем на 2,52 с. Данный комплекс фазических реакций возникает с определенной регулярностью, что свидетельствует о его эндогенном происхождении. Частота появления веретен увеличивается перед ПС. Наиболее типичным поведенческим проявлением парадоксального сна является полное расслабление мускулатуры тела, поддерживающей позу животного или человека, т. е. полная атония антигравитационной мускулатуры и исчезновение активности мышц шеи. По сравнению с медленным сном вегетативные изменения в ПС выражены более отчетливо. Так, у кошек резко снижается частота сердечных ударов и падает кровяное давление (см. рис. 47). У человека

391

же в ПС частота сердечных ударов и давление растут. Дыхание и у человека, и у животных становится нерегулярным. Электродермальная активность заметно падает по сравнению с медленным сном.

Парадоксальный сон отличается своеобразными фазическими явлениями — быстрыми движениями глаз. Они появляются в виде взрывов, включающих от 5 до 50 движений. Их частота 60-70 движений в/мин. Они не похожи на движения глаз при рассматривании картины. Но некоторые исследователи находят их сходство с движением глаз, возникающим при запоминании зрительных изображений. БДГ человека занимают около 10% времени всей стадии ПС и, как правило, возникают в комплексе с движениями тела, конечностей и с фазической вегетативной иррегулярностью.

Развитию движения глазных яблок у животных нередко предшествует резкое усиление гаппокампального тета-ритма. Предполагают, что комплекс фазических явлений ПС — это ЭЭГ и соматические проявления эмоциональных реакций, возникающих на фоне эмоционального возбуждения в условиях сильной заторможенности спинального аппарата двигательных реакций.

ЭЭГ парадоксального сна сходна с ЭЭГ бодрствования. Как правило, во время ПС наблюдается десинхронизация электрической активности мозга. Однако у человека, у которого альфа-ритм хорошо выражен, он также может регистрироваться и во время ПС. У животных же во время ПС обычно виден тета-ритм, особенно в лимбических структурах, при этом он более высокочастотен и регулярен по сравнению с бодрствованием (см. рис. 47). Регистрация нейронной активности в ретикулярной формации среднего мозга, заднего гипоталамуса, поясной извилине во время цикла бодрствование — сон показывает ее удивительное сходство во время ПС и бодрствования. Это

392

позволяет некоторым исследователям говорить о ПС как об аналоге бодрствования с тем лишь различием, что при ПС возникает атония скелетных мышц и резко снижается активность сенсорных входов, тогда как процессы, происходящие в головном мозге, качественно сходны.

По данным Т.Н. Ониани, следует выделять *две стадии ПС: эмоциональную и неэмоциональную.* У животных первая характеризуется тета-ритмом и быстрыми движениями глаз, вторая — ЭЭГ-десинхронизацией и отсутствием БДГ. Он связывает их соответственно с выражением эмоционально-мотивационного возбуждения и состояния удовлетворения потребности, которые за время ПС несколько раз сменяют друг друга. Эмоциональная и неэмоциональная стадии ПС рассматриваются как аналоги различных уровней бодрствования.

В Варолиевом мосту, латеральном коленчатом теле таламуса и в зрительной коре регистрируются так называемые понто-геникуло-окципитальные спайки (ПГО). Это монофазные выбросы с такой же частотой, как и БДГ, т. е. 60-70 в/мин. Их появление на 0,6-1,5 мин опережает БДГ. Они являются первыми признаками ПС. Они первыми и исчезают за 1-2 мин до кортикальной активации и восстановления тонуса мышц шеи. Таким образом, наступление ПС характеризуется следующей последовательностью событий: сначала появляются ПГО, затем БДГ и с некоторым отставанием десинхронизация в ЭЭГ и исчезновение мышечного тонуса.

Во время ПС пороги поведенческого пробуждения, вызываемого сенсорной стимуляцией, увеличиваются на 200-300% относительно бодрствования. При этом растет внутренняя активность мозга, что выражается в движениях глаз, конечностей, вегетативных реакциях при одновременном ухудшении проведения возбуждения по сенсорным путям.

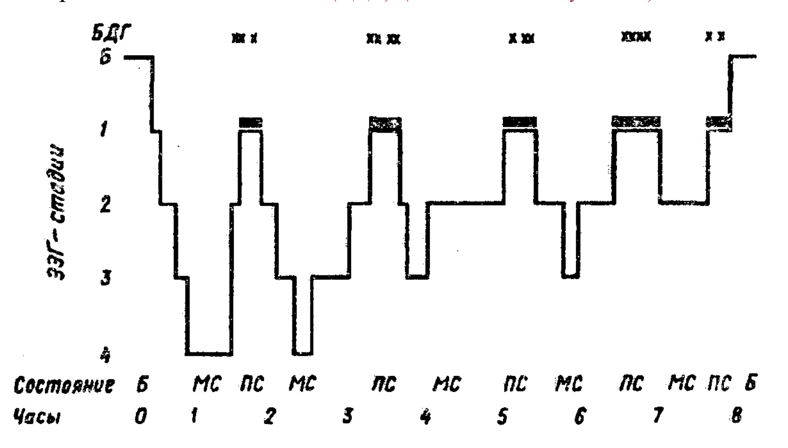
393

Естественный сон характеризуется циклической сменой медленного и парадоксального сна. Полный цикл, состоящий из смены медленного сна на быстрый с последующим возвращением к медленному, у человека занимает 60-90 мин. На ночной сон приходится 4-5 полных цикла. Сон всегда начинается с медленного сна (рис. 48). У нормального человека на быстрый сон в среднем приходится около 20% от общей продолжительности сна. Длительность фазы быстрого сна к утру увеличивается,.а медленного уменьшается, так что до 72% медленного сна расходуется в течение первой половины ночи. Фазические компоненты ПС более выражены в последних циклах сна.

Структура сна у большинства млекопитающих сходна. Различия касаются в основном числа циклов смены МС на ПС. Так, у кошки в течение 5-часового периода развивается 10 циклов, тогда как у крысы количество циклов за это же время достигает 22. Такое

Рис. 48. Типичное чередование фаз сна у взрослого молодого человека.

Рис. 48. Типичное чередование фаз сна у взрослого молодого человека. Д — бодрствование, *МС* — медленный сон. Черной линией показаны периоды парадоксального сна *(ПС)* с характерной ЭЭГ-десинхронизацией и быстрыми движениями глаз *(БДГ) (по Р. Томпсону, 1974)*

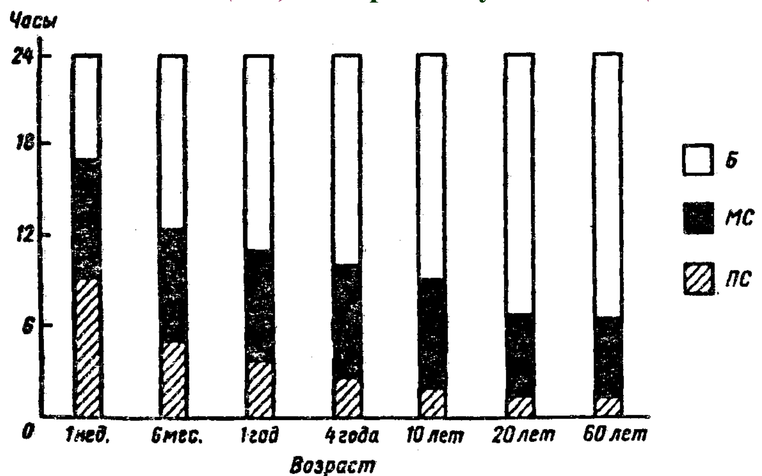


быстрое чередование циклов возможно лишь за счет укорочения фаз МС и ПС.

Парадоксальный сон имеется у всех млекопитающих, а также у птиц. У только что родившегося ребенка примерно половина всего сна приходится на ПС. И только с возрастом он уменьшается за счет появления МС. У недоношенных детей продолжительность ПС еще больше. Предполагают, что доминирование парадоксального сна у новорожденного способствует созреванию нервных элементов и формированию нервных связей, что достигается, в частности, за счет высокого уровня активности в ретикулярной системе (рис. 49).

Хотя фазические явления ПС: ПГО и БДГ возникают почти одновременно, их происхождение связывают с разными структурами мозга. Быстрые движения глаз устраняются с разрушением вестибулярных ядер в продолговатом мозге (медиального и нисходящего ядра). При этом изолированные движения глаз

Рис. 49. Изменение соотношения длительности бодрствования *(Б),* медленного сна *(МС)* и парадоксального сна *(ПС)* с возрастом у человека *(по Р. Томпсону, 1975)*



сохраняются. Вместе с БДГ устраняется и весь комплекс реакций, который обычно им сопутствует: клонические подергивания конечностей, вегетативные реакции, фазическое расширение зрачка и др. Хотя БДГ и инициируются вестибулярными ядрами, однако их окончательное формирование зависит от двухолмия и РФ среднего мозга. Структура, от которой зависит генерация ПГО, — латеральная часть покрышки моста ростральнее вестибулярных ядер.

Падение мышечного тонуса тела во время ПС связывают с сохранностью средней части моста. По данным Дж. Росси, М. Жуве, это дорзальная часть медиолатеральной покрышки моста, над зоной, ответственной за ПГО. Позже было показано, что возникновение атонии и ПГО зависит и от синего пятна. Разрушение структуры мозга, приводящее к устранению атонии мышц во время ПС,

сопровождается странным поведенческим эффектом. С переходом от медленного сна к парадоксальному животное неожиданно встает, демонстрируя вегетативные и двигательные признаки страха, но не реагирует на сенсорные раздражения.

Первые попытки объяснить механизмы развития сна разделили исследователей на сторонников «пассивной» и «активной» теорий сна. Сторонники «пассивной» теории связывали сон с деактивацией организма, которая может возникать в результате истощения или утомления нервных клеток самой РФ, или воздействия на нее каких-либо биохимических или гуморальных факторов, вырабатываемых во время бодрствования. Сторонники пассивных теорий не стремились объяснить сон, а лишь только то, почему невозможно бодрствование. Для них не существовало вопроса: «Почему человек заснул?», он был заменен вопросом: « Почему человек не способен бодрствовать? ».

Сторонники теории активного торможения признают необходимым воздействие одной структуры мозга

396

на другую. С их точки зрения, деактивация РФ — вторичное явление и возникает вследствие тормозного влияния на РФ через кортикофугальные связи или со стороны тормозных структур мозга.

И.П. Павлов выделял два механизма развития сна, которые, по существу, подтверждают правомерность позиций сторонников как пассивной, так и активной теории сна. С одной стороны, *сон возникает как явление охранительного торможения,* в результате сильного и длительного раздражения какого-либо отдельного участка коры больших полушарий. С другой стороны, *сон возникает как результат внутреннего торможения, т. е. активного процесса формирования отрицательного условного рефлекса.* Переход выработанного внутреннего торможения в сон экспериментально был многократно подтвержден. Таким образом, была выявлена условнорефлекторная природа сна и показано значение кортикофугальных влияний на его развитие.

Во время бодрствования ретикулярная формация активирована и поддерживает тонус неокортекса, вызывая ЭЭГ-активацию и поведение бодрствования. Состояние сна развивается, когда возбуждается система ядер шва, по-видимому, в результате влияний из орбитофронтальной коры и преоптической области гипоталамуса, которая и тормозит ретикулярную формацию. Это позволяет неспецифическому таламусу проявить свои синхронизирующие свойства и вызвать в ЭЭГ коры больших полушарий медленные волны сна. Во время МС группа гигантских ретикулярных нейронов, которые находятся в реципрокных отношениях с нейронами синего пятна, периодически становится активной. Этому соответствует появление ЭЭГ-активации, движений глаз, ПГО, расслабление мышц шеи и другие признаки ПС.

Структуры таламуса выполняют функцию «пейсмекера» для вызова ритмических потенциалов веретен

397

во сне и альфа-ритма в бодрствовании. Активация ретикулярной формации блокирует синхронизацию ЭЭГ, вызываемую таламусом. Таламокортикальный механизм можно рассматривать как механизм внутреннего торможения, способного изменять активность мозга частично или глобально таким образом, что сенсорные, моторные и высшие функции мозга подавляются. Такой взгляд согласуется с представлением И.П.Павлова, что сон и внутреннее торможение — явления однородные и одно может переходить в другое. Возникновение синхронизированной активности в таламусе — начало цепочки реакций, приводящих к развитию медленного и парадоксального сна.

Таким образом, *сон — это активный процесс,* который вызывает активацию одних структур и торможение других. В основе МС и ПС — различные системы интеграции структур мозга, предназначенные для выполнения различных функций.

Чтобы понять функциональное назначение различных фаз сна, исследователи обратились к изучению психической деятельности человека во время сна. Одним из ее наиболее ярких проявлений являются сновидения. Одно время считалось, что сновидения видят не все. Обследование 5640 жителей Москвы, проведенное в 1974 г. под руководством А.В. Вейна, показало, что 48% опрошенных часто видят сны, причем у 19% сновидения носят устрашающий характер, 16% помнят цвет сновидений. Сновидения, как правило, носят зрительный характер. Реже встречаются сновидения с преобладанием слуховых и осязательных компонентов. Считают, что каждый человек в течение ночи видит 3-4 сна, но при пробуждении о них забывает.

Была обнаружена связь сновидений с быстрыми движениями глаз. Так, у здоровых испытуемых представленность БДГ больше, чем у больных с нарушением сна, отчеты здоровых лиц о сновидениях также

398

более ярки. Имеются данные, что частота БДГ связана со степенью личного участия в сновидениях и с яркостью снов. Отчет по сновидениям чаще возникает после пробуждения от ПС. Движения тела во время ПС связывают с окончанием сновидений и с переходом от одного сюжета к другому. Однако имеется ряд работ, в которых не подтверждается связь сновидений с БДГ. Поэтому исследователи высказывают разные точки зрения. Одни предполагают полную независимость распределения БДГ от содержания сновидений. Другие считают, что сновидения лишь модифицируют работу механизма, находящегося в стволе мозга и генерирующего БДГ. Однако многие склоняются к тому, что по интенсивности БДГ все же можно судить о яркости и эмоциональной насыщенности сновидений. Сновидения связаны с вегетативными изменениями во время ПС. По некоторым данным, приятные сны сочетаются с высокой частотой пульса. По другим, относительное учащение пульса в ПС по сравнению с МС положительно коррелирует с более содержательными отчетами о сновидениях, а при отсутствии такого учащения имеет место либо отрицание сновидений, либо забывание их содержания.

Сначала казалось, что сновидения связаны только с ПС, так как у большинства людей после пробуждения от МС, как правило, не удавалось получить отчет о сновидениях. Однако более тщательное изучение показало, что в 64% пробуждений от МС человек рассказывает о психических переживаниях. Причем они скорее напоминают не сновидения, а мысли, рассуждения. Между сновидными переживаниями в МС и ПС существуют существенные различия. В МС во время сновидений зрительные картины менее четки, менее аффективны, менее длительны и более реальны. Тем не менее отчеты о сновидениях удалось получить не только после пробуждения от поверхностной (II) стадии сна, но и от глубокого сна (IV стадии).

399

Во время медленного сна имеет место своеобразная психическая активность. На это указывают приступы сомнамбулизма, которые возникают только во время МС. Во время снохождения по одним данным в ЭЭГ возникают большие дельта-волны, по другим — альфа-ритм, который, однако, отличается тем, что он не подавляется световыми и другими раздражителями, не исчезает при открывании глаз и в этом отношении сходен с альфа-ритмом при гипнозе. Возникновение ночных кошмаров у детей и взрослых также связано с МС.

Процессы, происходящие во время сна, имеют отношение к памяти. Хорошо известно, что заучивание материала перед сном помогает лучше его запомнить. Кроме того, если после заучивания материала следует 8-часовой сон, то его воспроизведение будет более успешным, нежели после 8 ч бодрствования. Особенно под влиянием сна улучшается запоминание бессмысленного материала. Запоминание улучшается главным образом после МС. Заученный материал лучше воспроизводится после первой половины ночи, чем после второй, когда преобладает ПС и почти отсутствует глубокий медленный сон. Однако позже было высказано предположение о важности ПС для запоминания. В основном это заключение основывалось на опытах с избирательной депривацией ПС, в которых было показано, что депривация ПС ведет к ухудшению формирования условных рефлексов у животных. Однако в лаборатории Т.Н. Ониани установили, что ухудшение обучения связано не с депривацией ПС, а со стрессом, которым сопровождается наиболее стандартная процедура депривации, когда кошку на длительное время помещали на маленькую платформу в бассейне, что не позволяло ей засыпать ПС (с атонией мышц). Если же депривацию ПС производить осторожным «подбуживанием» животного во время ПС, т. е.

400

методом неэмоциональной и длительной (8-10 мин) депривации, то такая депривация не оказывает существенного влияния на обучение. Согласно Т.Н. Ониани, значение ПС для памяти состоит в том, что во время ПС происходит воспроизведение прошлого опыта, оживление следов долговременной памяти и тем самым задержка процесса забывания. Другая точка зрения на функцию ПС в отношении памяти сводится к тому, что во время ПС запоминается преимущественно биологически значимый материал.

Еще относительно недавно интерес ко сну был прикован в связи с проблемой обучения во сне (гипнопедией). Первые результаты казались обнадеживающими. Однако использование полиграфической регистрации функционального состояния человека во время сеанса показало,

что успешная гипнопедия требует поверхностного сна или даже пробуждения с альфа-ритмом. Чем глубже физиологический сон, тем меньше возможности для гипнопедии. т. е. этот метод нельзя считать полезным.

Функциональную значимость фаз сна (МС и ПС) изучали также методами депривации сна. При длительном тотальном лишении сна в опытах Хайнемана до 116 ч наблюдались расстройства поведения, психических процессов, аффективной сферы, появление галлюцинаций, особенно зрительных. В первую восстановительную ночь преобладает глубокий медленный сон, тогда как после избирательной депривации ПС в восстановительную ночь обычно наблюдали удлинение ПС и увеличение БДГ. Первоначально полагали, что длительная депривация ПС приводит к изменениям поведения животных и человека, вызывая повышенное возбуждение, страхи, галлюцинации, нарушение моторных координаций и т. д. Однако затем эффект депривации оказался значительно менее сильным, чем при депривации только МС. Кроме того,

401

он зависел от индивидуальных различий. У тех испытуемых, у которых возникали сновидения, несмотря на депривацию ПС, эта процедура не влияла на поведение и не вела к компенсаторному увеличению ПС в восстановительную ночь. Лица, у которых под влиянием депривации ПС возникали нарушения в поведении, испытывали страх, галлюцинации, во время процедуры многократно стремились к возобновлению ПС. По данным Т.Н. Ониани, ПС может быть заменен на бодрствование без большого ущерба для животного.

Наиболее ранними теориями сна были гуморальные. Экспериментально были выделены некоторые химические вещества, которые циркулируют в крови и способны вызывать сон. М. Монье, Л. Гёзли выделили путем диализа из крови спящего кролика вещество, вызывающее сон (пептид-дельта сна или «дельта-фактор»).

Другой гипногенный фактор *(«фактор сна»),* лишенный видовой специфичности, был выделен Папенхаймером из ликвора коз, подвергнувшихся депривации сна. Сходный «фактор сна» был получен из ткани мозга животных на бойне, затем был обнаружен в моче человека. Анализ химической структуры этого пептида показал, что он относится к бактериальным (из материала оболочек бактерий) и накапливается в организме для дальнейшего использования в иммунной защите. Гипногенный эффект этих пептидов побочный.

В начале 70-х гг. М. Монье проводил опыты на крысах, у которых длительное время вызывал поведение активного избегания, что сопровождалось стрессом. Затем из ткани мозга получил экстракт вещества мозга и выделил четыре различные фракции с гипногеяным эффектом («вещество сна»). Введение этих фракций через канюли в область таламуса вызывало увеличение МС и ПС.

Согласно Я. Освальду, МС нужен для восстановления деятельности соматических органов, а функци-

402

ей ПС является восстановление работоспособности клеток головного мозга. Только во время МС из гипоталамуса в кровь выбрасывается гормон роста, он участвует в биосинтезе белков в периферических тканях. Биосинтез белков и РНК нейронов интенсифицируется во время ПС. По Г. Лабори, МС связан с метаболической активностью нейроглии.

Дж. Моруцци различает два типа восстановительных процессов в нервных клетках мозга. Быстрые восстановительные процессы, которые имеют место в нейронах, выполняющих функцию проведения и синаптической передачи нервных импульсов. Эти процессы завершаются в течение нескольких секунд и могут иметь место во время бодрствования без специального перерыва в активности нейронов. Сон не нужен для этих быстрых восстановительных процессов, которые, вероятно, доминируют в «шаблонных» синапсах, большей частью вовлекаемых во врожденную стереотипную активность. Медленные восстановительные процессы необходимы нейронам с синапсами, подверженными пластическим изменениям при обучении, восприятии и всех видах сознательной жизни, которые связаны с высшими функциями. Отсюда сон — это не период восстановления всего мозга, а только (или главным образом) период восстановления синапсов с пластическими свойствами.

Большое распространение получило представление о мотивационных функциях ПС. Основываясь на новых данных, оно во многом созвучно положению 3. Фрейда о том, что при сновидениях происходит удовлетворение тех потребностей организма, удовлетворение которых не было завершено при бодрствовании. Полагают, что во время парадоксального сна происходит освобождение организма от избыточной мотивационной энергии, накопленной при

бодрствовании, и тем самым сохраняется состояние равновесия. Согласно
403
Р. Гринбергу, основной функцией ПС является психологическая стабилизация, защита личности от нерешенных конфликтов. С этим согласуется и выделение Т.Н. Онини эмоциональной и неэмоциональной стадий ПС, которые рассматриваются как появление и удовлетворение или псевдоудовлетворение острых биологических потребностей во сне. Мотивационная теория ПС развивается Дж. Вогелем. С его точки зрения, во время ПС развиваются мотивационные процессы. Чем интенсивнее они, тем ниже их уровень при последующем бодрствовании. У больных эндогенной депрессией, для которых характерны ненормально яркие сновидения, мотивационные процессы во сне особенности сильно представлены. Это и приводит к снижению выраженности мотивационных процессов при последующем бодрствовании, т. е. к эндогенной депрессии. Депривация же ПС, ограничивающая развитие мотивационных процессов во время сна, обусловливает их нормальное развитие при последующем бодрствовании и тем самым снижает выраженность эндогенной депрессии. Лечебное действие антидепрессантов, по-видимому, осуществляется через депривацию ПС.
По Е. Хартману, люди, мало спящие, хорошо приспособлены к жизни, склонны к игнорированию психологических проблем. Долго спящие обременены психологическими и социальными конфликтами и более разносторонни в своих интересах. Предполагают, что потребность в медленном сне относительно стабильна для всех здоровых, а потребность в ПС связана с личностью индивида и стилем жизни.
Связь ПС с особенностями личности подчеркивается Т.Н. Ониани, который считает, что функцией ПС являются отбор и сохранение в памяти ранее приобретенной значимой информации, так как именно память, жизненный опыт определяют содержание личности. Близкую точку зрения высказывает Ф. Крик —
404
во время ПС идут процессы реверсивного обучения, т. е. из памяти исключается вся второстепенная информация.
Представленный выше обзор данных приводит к заключению, что *сон, по-видимому, выполняет не одну, а много разнообразных функций,* которые реализуются за счет механизмов разного уровня.
§ 6. Стресс
В современной литературе термином «стресс» обозначают широкий круг явлений от неблагоприятных воздействий на организм до благоприятных и неблагоприятных реакций организма как при сильных, экстремальных, так и обычных для него воздействиях. Сам автор концепции стресса Ганс Селье выделяет «стресс» от «дистресса»[1]. Его понятие стресса тождественно изменению функционального состояния, отвечающего задаче, решаемой организмом. По мнению Г. Селье, «полная свобода от стресса означает смерть». Даже в состоянии полного расслабления спящий человек испытывает некоторый стресс. Дистресс же — это тот стресс, который неприятен и наносит вред организму.
Такое понимание разделяется исследователями, которые различают стресс в узком смысле слова как проявление адаптационной активности организма при сильных, экстремальных для него воздействиях от стресса в широком смысле слова, когда адаптационная активность возникает при действии любых значимых для организма факторов [13].
Сейчас слово «стресс» чаще понимают в узком смысле слова. т. е. *стресс — это напряжение, которое воз-*
[1] Дистресс (англ. — distress) — горе, несчастье, недомогание, истощение, нужда. Стресс (англ. — stress) — давление, нажим, напряжение.
405
никает при появлении угрожающих или неприятных факторов в жизненной ситуации. Сейчас принято говорить о стрессе как об особом функциональном состоянии, которым организм реагирует на экстремальное воздействие, несущее в себе угрозу физическому благополучию, существованию человека или его психическому статусу. Таким образом, стресс возникает как реакция организма, охватывающая комплекс изменений на поведенческом, вегетативном, гуморальном, биохимическом уровнях, а также на психическом, включая субъективные эмоциональные переживания.
Стресс характеризуется динамикой и имеет логику своего развития. Последствия для организма в результате развития стресса могут быть самые разные. В том случае, когда человек справляется со стрессорным воздействием, в динамике развития стресса отражается течение адаптивных функций. При длительном или постоянном стрессе могут возникнуть нарушения

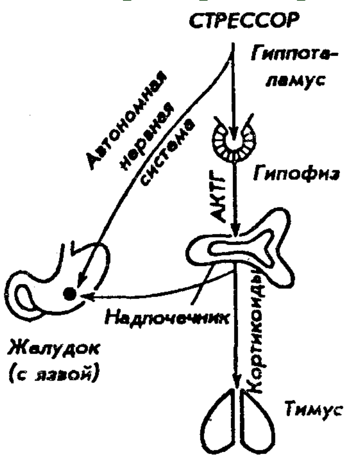
функционирования адаптивных механизмов и появиться необратимые изменения: сердечно-сосудистая патология, заболевание желудочно-кишечного тракта и т. п.
Биологическая функция стресса — адаптация. Он предназначен для защиты организма от угрожающих, разрушающих воздействий самого разного толка: физических, психических. Поэтому появление стресса означает, что человек включается в определенный тип деятельности, направленной на противостояние опасным воздействиям, которым он подвергается. Этому типу деятельности соответствует особое ФС и комплекс различных физиологических и психологических реакций. По мере того как стресс развивается, меняются ФС и реакции организма. Таким образом, стресс — нормальное явление в здоровом организме. Он способствует мобилизации индивидуальных ресурсов для преодоления возникших трудностей. Это защитный механизм биологической системы.
406
Воздействия, вызывающие стресс, называются стрессорами. Различают физиологические и психологические стрессоры. *Физиологические стрессоры* оказывают непосредственное действие на ткани тела. К ним относятся болевые воздействия, холод, высокая температура, чрезмерная физическая нагрузка и др. *Психологические стрессоры* — это стимулы, которые сигнализируют о биологической или социальной значимости событий. Это сигналы угрозы, опасности, переживания, обиды, необходимость решения сложной задачи.
В соответствии с двумя видами стрессоров различают *физиологический стресс и психологический.* Последний подразделяют на информационный и эмоциональный.
Информационный стресс возникает в ситуации информационных перегрузок, когда человек не справляется с задачей, не успевает принимать верные решения в требуемом темпе при высокой ответственности за последствия принятых решений. Анализируя тексты, решая те или другие задачи, человек перерабатывает информацию. Завершается этот процесс принятием решения. Объем перерабатываемой информации, ее сложность, необходимость часто принимать решения — все это и составляет *информационную нагрузку.* Если она превосходит возможности человека при его высокой заинтересованности в выполнении данной работы, то говорят об информационной перегрузке.
Эмоциональный стресс как частный случай психологического стресса вызывается сигнальными раздражителями. Он появляется в ситуации угрозы, обиды и др., а также в условиях так называемых конфликтных ситуаций, в которых животное и человек длительное время не могут удовлетворить свои биологические или социальные потребности. Универсальными
407
психологическими стрессорами, вызывающими эмоциональный стресс у человека, являются словесные раздражители. Они способны оказывать особенно сильное и продолжительное действие (длительно действующие стрессоры).
Начало создания концепции стресса связано с именем канадского ученого Г. Селье. Еще студентом медицинского факультета Пражского университета, работая в университетской клинике инфекционных болезней, Г. Селье обратил внимание на то, что первые проявления разнообразных инфекций совершенно одинаковы. Начальные симптомы во всех случаях одни и те же — слабость, повышенная температура, снижение аппетита, и только спустя несколько дней появляется характерная картина заболевания. Тогда уже он стал разрабатывать свою *гипотезу общего адаптационного синдрома (ОАС).*
Он предположил, что каждый болезнетворный фактор (в том числе микроб) обладает своеобразным «пусковым» действием в отношении адаптационных возможностей организма. ОАС — это усилие организма приспособиться к изменившимся условиям за счет включения выработанных в процессе эволюции специальных механизмов защиты. Таким образом, все болезнетворные воздействия предъявляют требования к перестройке. Это требование неспецифично, оно состоит в адаптации к возникшей трудности, какова бы она ни была.
Первоначально этот неспецифический синдром выступил в морфологических и функциональных изменениях и получил название «триады» : увеличение и повышение активности коркового слоя надпочечников, уменьшение (сморщивание) вилочковой железы (тимуса) и лимфатических желез, так называемого тидоиколимфатического аппарата (иммунная система) и точечные кровоизлияния и кровоточащие
408
язвочки в слизистой оболочке желудка и кишечника. Затем было показано, что при непрекращающемся действии стрессогеннного фактора «триада стресса» изменяется (рис. 50).

В 1936 г., описав впервые ОАС, или синдром биологического стресса, Г.Селье выделяет его три стадии: стадию тревоги (I), стадию резистентности (II) и стадию истощения (III).

Согласно Г. Селье, *I стадия стресса (тревоги)* состоит в мобилизации адаптационных возможностей организма, при которой сопротивляемость стрессу падает ниже нормы. Она выражается в реакциях надпочечников, иммунной системы и желудочно-кишечного тракта, уже описанных как «триада стресса». Если стрессор сильный (тяжелые ожоги, крайне высокая или низкая температура), из-за ограниченности резервов может наступить смерть.

II стадия стресса — стадия сопротивления. Если действие совместимо с возможностями адаптации, то в организме стабилизируется фаза сопротивления. При этом признаки тревоги практически исчезают, а уровень сопротивляемости поднимается значительно выше обычного.

Рис. 50.* Основные пути действия стрессора — триада стресса *(по Г. Селье, 1982)



409

III стадия — фаза истощения. В результате длительного действия стрессорного раздражителя, несмотря на возросшую сопротивляемость стрессу, запасы адаптационной энергии постепенно истощаются. Тогда вновь возникают признаки реакции тревоги, но теперь они необратимы и индивид погибает.

Экстремальные ситуации, вызывающие стресс, делят на кратковременные и длительные. При кратковременном стрессе актуализируются готовые программы реагирования, а при длительном требуются адаптационные перестройки функциональных систем, иногда крайне тяжелые и неблагоприятные для здоровья человека.

Интенсивное физиологическое и психологическое изучение длительного стресса было начато в связи с подготовкой длительных космических полетов. Эти работы позволили более детально исследовать первую стадию стресса, выделив в ней три периода адаптации к устойчивым стрессогенный воздействиям [13]. Первый период — активизация адаптационных защитных форм реагирования. У большинства людей он отличается стеническими эмоциями и повышенной работоспособностью. Его продолжительность исчисляется минутами, часами. Если адаптационная защита не прекращает стрессогенности воздействия, то наступает второй этап. В течение второго периода формируется новый уровень «функционирования», адекватный экстремальным требованиям среды. Для этого этапа часто характерно ухудшение состояния человека, снижение его работоспособности. Однако при высокой мотивации в этом периоде стресса может поддерживаться достаточно высокая работоспособность у человека за счет сверхмобилизации его резервов. Однако такое перенапряжение чревато последствиями — обострением скрытых заболеваний, появлением болезней стресса (сосудистых, воспалительных,

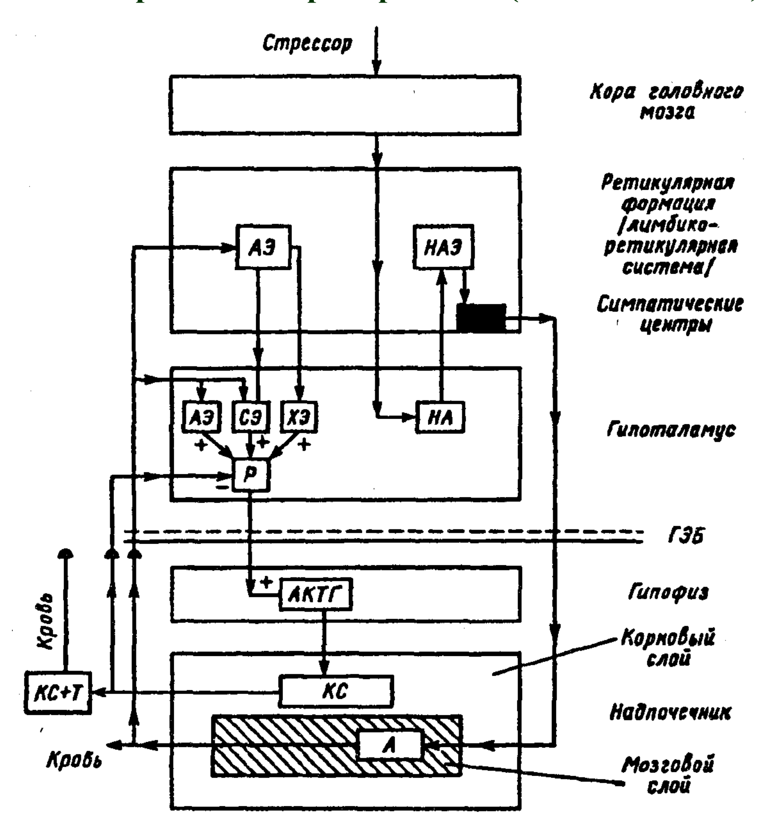
410

психических). В условиях, приближающихся к предельно допустимым, суммарная продолжительность двух первых периодов стресса в совершенно разных стрессогенных условиях в среднем одинакова и составляет 11 суток. Третий период I стадии стресса — период неустойчивой адаптации. Он предшествует стадии сопротивления стрессу и его продолжительность варьирует до 20-60 суток.

Исследование эндогенного механизма стресса, начатое Г. Селье, получило дальнейшее развитие и нашло отражение в теории нейронной и эндокринной регуляции стресса. К представлению о том, что стресс связан с цепочкой реакций, начинающихся с выработки гипофизом *адренокортикотропного гормона (АКТГ),* добавились новые данные о физиологических и

биохимических пусковых механизмах стресса. По Г.Н. Кассилю, схема развития стресса представляется следующим образом (рис. 51). Стрессор через кору полушарий головного мозга сигнализирует гипоталамусу о возникшей опасности. В нервных клетках гипоталамуса происходит мобилизация НА. Из связанной формы НА переходит в «свободное» состояние, активирует норадренергические элементы лимбико-ретикулярной системы (НАЭ) и вызывает возбуждение симпатических центров и тем самым усиливает деятельность симпато-адреналовой системы. Симпатическая стимуляция по главным нервам достигает мозгового слоя надпочечников и вызывает у человека усиленный выброс в кровь смеси адреналина (А) и норадреналина (НА) из мозгового слоя надпочечников. Кровь обогащается адреналином (80-90%) и норадреналином (20-10%). У различных животных соотношение секреции А и НА в мозговом веществе надпочечников значительно варьирует. Так, у кита НА составляет 70-80%, у кролика же выделяется почти исключительно адреналин. Катехоламины (КХ) через гематоэнцефалический барьер (ГЭБ)
411

Рис. 51. **Схема развития стресс-реакции (по ГЛ. Кассилю, 1975)**



проникают в определенные участки гипоталамуса и лимбико-ретикулярной системы. Происходит активация адренергических, а также серотонинергических и холинергических элементов ЦНС. Повышение их активности стимулирует (+) образование *релизинг-фактора* (Р), который, стекая к передней доле гипофиза, вызывает у него выработку АКТГ. Под влиянием этого гормона в коре надпочечников увеличивается синтез *кортикостероидов* (КС) и содержание их в крови нарастает.
412
Нейроны гипоталамуса секретируют несколько релизинг-факторов. Среди них 7 стимулирующих (либеронов) и 3 тормозящих (статинов). АКТГ стимулируется кортиколиберином-полипептидом, состоящим из 39 аминокислотных остатков, последовательность которых установлена.

Как только содержание кортикостероидов в крови достигает верхней границы нормы, срабатывает закон обратной связи. Проникая через гематоэнцефалический барьер в спинномозговую жидкость и мозг, кортикостероиды тормозят образование релизинг-фактора в гипоталамусе. Автоматически приостанавливается образование АКТГ, и уровень кортикотропных гормонов в крови падает.

Изучение механизма обратной отрицательной связи, действующей через КС, показало, что тормозное звено в функционировании системы гипоталамус — гипофиз — наподчечники имеет серотонинергическую природу.

При длительных и особо угрожающих жизни стрессогенных воздействиях в механизме обратной связи, прерывающей секрецию КС, могут возникать сбои, когда взаимодействие между нервными

и химическими механизмами разлаживается. Обнаружено, что при этом КС связываются с особым белком крови — транскортином (Т). Соединение КС+Т задерживается гематоэнцефалическим барьером. Поэтому в мозг перестает поступать информация об избытке КС в крови и секреция АКТГ не прерывается. Когда обратная отрицательная связь, ограничивающая рост уровня КС, не срабатывает, тогда начинается III стадия стресса — стадия истощения. Избыточное накопление гормонов коры надпочечников в жидких средах организма ведет к расстройству функций, которое распространяется постепенно на нервную и эндокринную систему, захватывая сердце, сосуды, легкие, органы пищеварения.
413
I и II стадии стресса по-разному выполняют свою защитную функцию. II стадии стресса, стадии сопротивления, адаптации к стрессу соответствует увеличение содержания катехоламинов (А и НА), проникающих в мозг за счет повышения проницаемости гематоэнцефалического барьера. В результате усиливается образование релизинг-факторов и, следовательно, непрерывно нарастает уровень кортикостероидов в крови. С ростом КС усиливается защитная функция организма, так как КС обладает противовоспалительным, десенсибилизирующим, антиаллергическим, противошоковым и антитоксическим действием.
Защитная же функция I стадии стресса (реакции тревоги) преимущественно связана с эффектом воздействия А и НА. Увеличение А и НА в крови и тканях организма являются первыми химическими звеньями в развитии стресса. Нередко их называют «аварийными гормонами». Они активируют деятельность сердечнососудистой системы, обмен веществ. НА, попав в кровь, сужает артерии, что ведет к росту артериального давления (АД). Адреналин в русле крови также увеличивает кровяное давление, поднимает частоту пульса, увеличивает объем сердечного выброса, стимулирует распад гликогена и увеличивает содержание сахара в крови. По особенностям функционирования симпато-адреналовой системы у человека (соотношение выделения А и НА) можно прогнозировать успешность его деятельности в трудных условиях стресса. Так, у спортсменов увеличение в предстартовом периоде НА в 2-3 раза — благоприятный признак, тогда как увеличение А в 5-10 раз является показателем чрезмерной психоэмоциональной напряженности и сниженных спортивных результатов.
Известно, что А осуществляет быструю мобилизацию энергетических возможностей организма, что очень важно при кратковременных и интенсивных
414
нагрузках. Он относится к *гормону короткого действия,* так как в крови и тканях быстро разрушается под воздействием фермента тоноаминоксидазы, тогда как *НА поддерживает энергетику организма в течение долгого времени.* Поэтому в ответ на стрессор секреция А начинается раньше, чем НА.
Состояние страха, тревоги, ужаса, ожидания опасности обычно сопровождается преимущественным выделением в кровь А. Состояние же умственного и физического напряжения, преодоления психических препятствий, выносливости обычно реализуется на фоне высокого выделения НА и его преобладания над А. *Гормоном тревоги называют А, а НА — гормоном гомеостаза.* Однако значение А для организма шире, чем его понимание как гормона тревоги. По данным М. Франкенхойзер, лица с высоким уровнем А в обычных, нестрессовых условиях, работают значительно лучше. В условиях же стресса более приспособленными к деятельности оказываются лица с низким содержанием А в крови.
Выделено два типа спортсменов. У *«норадреналинового типа»* в стрессовом состоянии преобладает высокий уровень накопления в крови и выделения в мочу НА. Спортсмены такого типа обладают большей выносливостью и показывают более высокие спортивные результаты, чем спортсмены *«адреналинового типа»* с преимущественным выбросом в кровь и поступлением в мочу адреналина.
С повышением спортивного мастерства у спортсменов различного профиля отмечается повышение реактивности именно НА-звена симпато-адреналовой системы. Избыточная секреция А, особенно перед игрой, соревнованием — отрицательный прогностический признак. Таким образом, спортсмены с высокой реактивностью и достаточными резервами медиаторного норадренергического звена симпато-адрекаловой системы имеют более выраженную способность
415
к психологической мобилизации и, по-видимому, более перспективны для спорта.
При особенно длительных и тяжелых нагрузках хорошим прогностическим признаком является активация гипоталамо-гипофизно-адреналовой системы (по показателю КС). В стрессовую

реакцию вовлекаются также трофотропные механизмы (механизмы восстановления). Их активность может быть измерена по выделению с мочой гистамина, серотонина и других метаболитов. Их вклад может быть более или менее оптимальным для обеспечения индивидуальной устойчивости к стрессу.

На рис. 52, *А* показана схема гуморально-гормональных взаимоотношений при кратковременной физической нагрузке (бег на 100 м или плавание на 100-200 м). Сначала растет экскреция с мочой А (стадия тревоги, по Селье). Она сменяется устойчивым нарастанием экскреции НА и КС (стадия резистенции). При этом содержание трофотропных метаболитов (АХ, гистамина, СТ, инсулина) несколько снижена относительно фона.

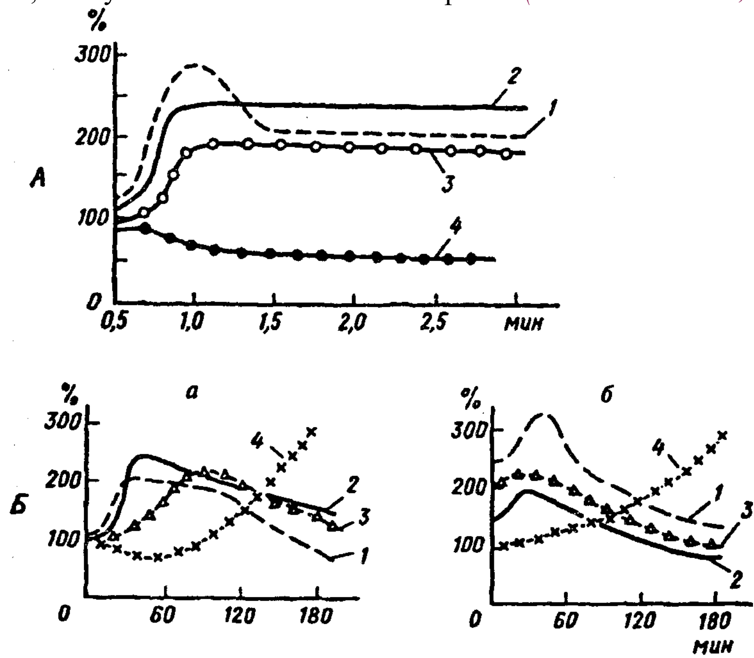
При длительных (часовых) физических нагрузках (ходьба на лыжах, марафонский бег и др.) было выявлено два типа реагирования (рис. 52, *Б).* У высококвалифицированных, тренированных спортсменов наблюдается более оптимальный вариант биохимических реакций *(а),* чем у менее тренированных *(б).* Истощение симпато-адреналовой системы (А и НА) и гипоталамо-гипофизно-адреналовой системы (КС) у последних наступает быстрее. А восстановительные процессы начинаются раньше, чем у квалифицированных спортсменов, почти с начала соревнования.

Стресс влияет на эффективность деятельности. При высоком уровне стрессовой напряженности падает работоспособность. Раньше страдают более сложные формы деятельности, например, такие, как операции

416

Рис. 52. Соотношение экскреции эрго- и трофотропных механизмов при кратковременных *(А)* и длительных физических нагрузках *(Б);*

Рис. 52. Соотношение экскреции эрго- и трофотропных механизмов при кратковременных *(А)* и длительных физических нагрузках *(Б); 1* — адреналин, 2 — норадреналин, *3* — кортикостероиды, *4* — трофотропные метаболиты (ацетилхолин, гистамин, серотонин, инсулин); а — условно оптимальный вариант, *б* — условно неоптимальный вариант *(по Г.Н. Кассилю, 1981)*



417

по стохастическому наведению на цель, нарушаются сложно координационные движения. Простая сомоторная реакция, время реакции на аварийный сигнал в условиях длительного многосуточного нервного напряжения улучшаются [13]. Стресс по-разному влияет на когнитивные процессы. Растет сенсорная чувствительность, абсолютная и разностная, улучшается способность к детекции сигнала. Расширяется поле зрения. Вместе с тем нарушаются более сложные интегративные процессы (сложное опознание, перцептивное научение), увеличиваются ошибки памяти, возможна гиперактивность мышления (навязчивые мысли, бесполезное фантазирование), «уход» от решения стрессогенных проблем (решение побочных «замещающих» проблем или уменьшение активности мышления).

Рост сердечно-сосудистых заболеваний в современном обществе (ишемическая болезнь сердца, гипертония), возникновение язвенной болезни и другие связывают с возросшими

эмоциональными перегрузками, с увеличением стрессорных воздействий, которым подвергается человек в наше время. Многие соматические болезни имеют неврогенное происхождение. Основа для понимания причин возникновения и механизмов неврогенных заболеваний была заложена учением И.П.Павлова об экспериментальных неврозах. Благодаря достижениям современной нейрофизиологии павловское учение переживает новый период развития, что связано с выяснением нервных и биохимических механизмов стресса.
Патологический процесс возникает в результате истощения всех защитных резервов организма, которые используются в процессе развития стресс-реакции. Имеются данные о формировании гипертонического синдрома с дисфункциями адренергических структур мозга. В настоящее время моноаминергической системе отводится ведущая роль в генезе патологических синдромов, возникающих под влиянием стресса. Предполагается, что характер патологического синдрома связан с тем, какие звенья адренергической системы оказываются несостоятельными и не выдерживают сильного напряжения: синтез, распад и т. д. и какая форма нарушений при этом возникает: возбуждение, истощение, образование промежуточных продуктов метаболизма.
418

Глава XIV. ОСОБЕННОСТИ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА

§ 1. Слово как сигнал сигналов

Закономерности условнорефлекторной деятельности, установленные для животных, свойственны и человеку. Однако поведение человека настолько сильно отличается от поведения животных, что у него должны существовать дополнительные нейрофизиологические механизмы, которые и определяют особенности его высшей нервной деятельности.
И.П.Павлов считал, что специфика высшей нервной деятельности человека возникла в результате нового способа взаимодействия с внешним миром, который стал возможен при трудовой деятельности людей и который выразился в речи. Речь возникла как средство общения между людьми в процессе труда. Ее развитие привело к возникновению языка. И.П.Павлов писал, что «слово сделало нас людьми...». С возникновением языка у человека появилась новая система раздражителей в виде слов, обозначающих различные предметы, явления окружающего мира и их отношения. Таким образом, у человека в отличие от животных существуют две системы сигнальных раздражителей: первая сигнальная система, состоящая из непосредственных воздействий внутренней и внешней среды на сенсорные входы, и вторая сигнальная система, состоящая преимущественно из слов, обозначающих эти воздействия.
Слово, обозначающее предмет, не является результатом простой ассоциации по типу «слово — предмет».
419
Связи слова с предметом качественно отличаются от первосигнальных связей. Слово хотя и является реальным физическим раздражителем (слуховым, зрительным, кинестетическим), оно принципиально отличается тем, что в нем отражаются не конкретные, а наиболее существенные, основные свойства и отношения предметов и явлений. Оно обеспечивает возможность обобщенного и отвлеченного отражения действительности. Эта функция слова со всей очевидностью обнаруживает себя при исследовании глухонемоты. По данным А.Р. Лурии, глухонемой, который не обучен речи, не способен абстрагировать качество или действие от реального предмета. Он не может формировать отвлеченные понятия и систематизировать явления внешнего мира по отвлеченным признакам.
Таким образом, под *первой сигнальной системой* понимают работу мозга, обусловливающую превращение непосредственных раздражителей в сигналы различных видов деятельности организма. Это система конкретных, непосредственно чувственных образов действительности, фиксируемых мозгом человека и животных. *Второй сигнальной системой* обозначают функцию мозга человека, которая имеет дело со словесными символами («сигналами сигналов»). Это система обобщенного отражения окружающей действительности в виде понятий, содержание которых фиксируется в словах, математических символах, образах художественных произведений.
Интегративная деятельность нервной системы человека осуществляется не только на основе непосредственных ощущений и впечатлений, но и путем оперирования словами. При этом слово выступает не только как средство выражения мысли. Слово перестраивает мышление и

интеллектуальные функции человека, так как сама мысль совершается и формируется с помощью слова.
420
Суть мышления в выполнении некоторых внутренних операций с образами во внутренней картине мира. Эти операции позволяют строить и достраивать меняющуюся модель мира. Благодаря слову картина мира становится более совершенной, с одной стороны, более обобщенной, с другой — более дифференцированной. Присоединяясь к непосредственному образу предмета, слово выделяет его существенные признаки, вносит в него формы анализа и синтеза, которые непосредственно недоступны субъекту. Слово переводит субъективный смысл образа в систему значений, что делает его более понятным как субъекту, так и любому слушателю.

§ 2. Речь и ее функции

Исследователи выделяют три основные функции речи: коммуникативную, регулирующую и программирующую. *Коммуникативная функция* — осуществление общения между людьми с помощью языка. В коммуникативной функции выделяют функцию сообщения и функцию побуждения к действию. При сообщении человек указывает на какой-либо предмет или высказывает свои суждения по какому-либо вопросу. Побудительная сила речи зависит от ее эмоциональной выразительности.
Через слово человек получает знания о предметах и явлениях окружающего мира без непосредственного контакта с ними. Система словесных символов расширяет возможности приспособления человека к окружающей среде, возможности его ориентации в природном и социальном мире. Через знания, накопленные человечеством и зафиксированные в устной и письменной речи, человек связан с прошлым и будущим.
Способность человека к общению с помощью слов-символов имеет свои истоки в коммуникативных способностях высших обезьян.
421
Л.А. Фирсов с сотрудниками предлагает делить языки на первичные и вторичные. К первичному языку они относят само поведение животного и человека, различные реакции: изменение формы, величины и цвета определенных частей тела, изменения перьевого и шерстного покровов, а также врожденные коммуникативные (голосовые, мимические, позные, жестикуляторные и др.) сигналы. Таким образом, *первичному языку* соответствует допонятийный уровень отражения действительности в форме ощущений, восприятий и представлений. Вторичный язык представляет понятийный уровень отражения. В нем различают стадию А, общую для человека и животного *(довербальные понятия).* Сложные формы обобщения, которые обнаруживают антропоиды и некоторые низшие обезьяны, соответствуют стадии А На стадии *Б* вторичного языка *(вербальные понятия)* используется речевой аппарат. Таким образом, первичный язык соответствует первой сигнальной системе, по И.П. Павлову, а стадия *Б* вторичного языка — второй сигнальной системе. Согласно Л.А. Орбели, эволюционная преемственность нервной регуляции поведения выражается в «промежуточных этапах» процесса развития первой сигнальной системы во вторую. Им соответствует стадия А вторичного языка.
Язык представляет собой определенную систему знаков и правил их образования. Человек осваивает язык при жизни в результате обучения. Какой язык он усвоит как родной, зависит от среды, в которой он живет, и условий воспитания. Существует критический период для освоения языка. После 10 лет способность к развитию нейронных сетей, необходимых для построения центра речи, утрачивается. Маугли — один из литературных примеров потери речевой функции. Человек может овладеть разными языками. Это означает, что он использует возможность обозначать
422
один и тот же предмет разными символами как в устной, так и в письменной форме. При изучении второго и последующих языков используются те же нервные сети, которые ранее были сформированы при овладении родным языком. В настоящее время известно более 2500 живых развивающихся языков.
Языковые знания не передаются по наследству. Однако у человека имеются генетические предпосылки к общению с помощью речи и усвоению языка. Они заложены в особенностях как центральной нервной системы, так и речедвигательного аппарата, гортани.
Регулирующая функция речи реализует себя в высших психических функциях — сознательных формах психической деятельности. Понятие высшей психической функции введено Л.С.

Выготским и развито А.Р. Лурией и другими отечественными психологами. Отличительной особенностью высших психических функций является их произвольный характер.

Первоначально высшая психическая функция как бы разделена между двумя людьми. Один человек регулирует поведение другого человека с помощью специальных раздражителей («знаков»), среди которых наибольшее значение имеет речь. Научаясь применять по отношению к собственному поведению стимулы, которые первоначально использовались для регуляции поведения других людей, человек приходит к овладению собственным поведением. В результате процесса интериоризации внутренняя речь становится тем механизмом, с помощью которого человек овладевает собственными произвольными действиями.

В работах А.Р. Лурии, Е.Д. Хомской показана связь регулирующей функции речи с передними отделами полушарий. Ими установлена важная роль конвекситальных отделов префронтальной коры в регуляции произвольных движений и действий, конструктивной деятельности, различных интеллектуальных процессов.

423

Больной с патологией в этих отделах не может выполнять соответствующие действия, следуя инструкции. Показано решающее участие медиобазальных отделов лобных долей в регуляции избирательных локальных форм активации, необходимых для осуществления произвольных действий. У больных с поражениями в этих отделах мозга угашение сосудистого компонента ориентировочного рефлекса на индифферентный раздражитель не нарушается. Однако восстановления ориентировочного рефлекса под влиянием речевой инструкции, придающей стимулам сигнальное значение, не происходит. У них же не может удерживаться в качестве компонента произвольного внимания тонический ориентировочный рефлекс в виде длительной ЭЭГ-активации, хотя тонический ориентировочный рефлекс продолжает возникать на непосредственный раздражитель, т. е. высшие формы управления фазическим и тоническим ориентировочным рефлексом связаны с регулирующей функцией речи.

Программирующая функция речи выражается в построении смысловых схем речевого высказывания, грамматических структур предложений, в переходе от замысла к внешнему развернутому высказыванию. В основе этого процесса — внутреннее программирование, осуществляемое с помощью внутренней речи. Как показывают клинические данные, оно необходимо не только для речевого высказывания, но и для построения самых различных движений и действий. Программирующая функция речи страдает при поражениях в передних отделах речевых зон — заднелобных и премоторных отделов левого полушария.

§ 3. Развитие речи у ребенка

У ребенка слово становится сигналом сигналов не сразу. Это качество приобретается постепенно, по мере

424

созревания мозга и формирования новых и все более сложных временных связей. У грудного младенца первые условные рефлексы неустойчивы и появляются со второго, иногда третьего месяца жизни. Ранее всего формируются условные пищевые рефлексы на вкусовые и запаховые раздражители, затем на вестибулярные (покачивание) и позже на звуковые и зрительные. Для грудного ребенка характерна слабость процессов возбуждения и торможения. У него легко развивается охранительное торможение. На это указывает почти непрерывный сон новорожденного (около 20 ч).

Условные рефлексы на словесные раздражители появляются лишь во второй половине года жизни. При общении взрослых с ребенком слово обычно сочетается с другими непосредственными раздражителями. В результате оно становится одним из компонентов комплекса. Например на слова «Где мама?» ребенок реагирует поворотом головы в сторону матери только в комплексе с другими раздражителями: кинестетическими (от положения тела), зрительными (привычная обстановка, лицо человека, задающего вопрос), звуковыми (голос, интонация). Стоит изменить один из компонентов комплекса, и реакция на слово исчезает. Постепенно слово начинает приобретать ведущее значение, вытесняя другие компоненты комплекса. Сначала выпадает кинестетический компонент, затем теряют свое значение зрительные и звуковые раздражители. И уже одно слово вызывает реакцию.

Предъявление определенного предмета при одновременном его назывании приводит к тому, что слово начинает заменять обозначаемый им предмет. Эта способность появляется у ребенка к концу первого года жизни или началу второго. Однако слово сначала замещает лишь конкретный

предмет, например данную куклу, а не куклу вообще. т. е. слово выступает на этом этапе развития как *интегратор первого порядка.*

425

Превращение слова в *интегратор второго порядка* или в «сигнал сигналов» происходит в конце второго года жизни. Для этого необходимо, чтобы на него было выработано не менее 15 различных условных связей (пучок связей). Ребенок должен научиться оперировать с различными предметами, обозначаемыми одним словом. Если число выработанных условных связей меньше, то слово остается символом, который замещает лишь конкретный предмет.

Между 3 и 4 годами жизни появляются слова — *интеграторы третьего порядка.* Ребенок начинает понимать такие слова, как «игрушка», «цветы», «животные». К пятому году жизни у ребенка возникают более сложные понятия. Так, слово «вещь» он относит и к игрушкам, и к посуде, и к мебели, и т. д.

Развитие второй сигнальной системы протекает в тесной связи с первой. В процессе онтогенеза выделяют несколько фаз развития совместной деятельности двух сигнальных систем.

Первоначально условные рефлексы ребенка осуществляются на уровне первой сигнальной системы. т. е. непосредственный раздражитель вступает в связь с непосредственными вегетативными и соматическими реакциями. По терминологии А.Г. Иванова-Смоленского, это связи типа Н—Н («непосредственный раздражитель — непосредственная реакция»). Во второй половине года ребенок начинает реагировать на словесные раздражители непосредственными вегетативными и соматическими реакциями. Таким образом, добавляются условные связи типа С—Н («словесный раздражитель — непосредственная реакция»). К концу первого года жизни (после 8 месяцев) ребенок начинает подражать речи взрослого так, как это делают приматы, при помощи отдельных звуков, обозначающих что-либо вовне или какое-либо собственное состояние. Затем ребенок начинает произносить сло-

426

ва. Сначала они также не связаны с какими-либо событиями во внешнем мире. При этом в возрасте от 1,5-2 лет часто одним словом обозначается не только какой-либо предмет, но и действия, переживания, связанные с ним. Позже происходит дифференциация слов, обозначающих предметы, действия, чувства. Таким образом, прибавляется новый тип связей Н—С («непосредственный раздражитель — словесная реакция»). На втором году жизни словарный запас ребенка увеличивается до 200 и более слов. Он начинает объединять слова в простейшие речевые цепи, а затем строить предложения. К концу третьего года словарный запас достигает 500-700 слов. Словесные реакции вызываются не только непосредственными раздражителями, но и словами. Ребенок научается говорить. Таким образом, возникает новый тип связей С—С («словесный раздражитель — словесная реакция»).

С развитием речи и формированием обобщающего действия слова у ребенка в возрасте 2-3 лет усложняется интегративная деятельность мозга: возникают условные рефлексы на отношения величин, веса, расстояния, окраски предметов. У детей в возрасте 3-4 лет вырабатываются различные двигательные стереотипы. Однако среди условных рефлексов преобладают прямые временные связи. Обратные связи возникают позже и силовые отношения между ними выравниваются к 5-6 годам жизни.

§ 4. Взаимоотношение первой и второй сигнальных систем

К закономерностям взаимодействия двух сигнальных систем относится *явление элективной (или избирательной) иррадиации* нервных процессов между двумя системами. Оно обусловлено наличием нервных связей, формирующихся в процессе онтогенеза

427

между непосредственными раздражителями и обозначающими их словами. Явление элективной иррадиации из первой сигнальной системы во вторую впервые было описано в 1927 г. О.П. Капустник. У детей на звонок при пищевом подкреплении вырабатывался двигательный условный рефлекс. Затем условный раздражитель заменяли разными словами. Оказалось, что только при произнесении слов «звонок» или «звонит» , а также показа карточки, на которой написано « звонок », возникает условная двигательная реакция. Элективная иррадиация возбуждения была получена и для вегетативной реакции после выработки на звонок условного оборонительного рефлекса. Замена звонка на фразу: «Даю звонок» вызывает такую же сосудистую оборонительную реакцию: сужение сосудов руки и головы, как и сам звонок. Другие слова эту реакцию не вызывают. У взрослых переход возбуждения из первой сигнальной системы во вторую выражен

хуже, чем у детей. Она легче обнаруживается по вегетативным показателям, чем по двигательным. Избирательная иррадиация возбуждения происходит и из второй сигнальной системы в первую.

Между двумя сигнальными системами существует иррадиация торможения. Выработка дифференцировки на первосигнальные стимулы может быть воспроизведена при их замене соответствующими словами. В большинстве случаев элективная иррадиация между двумя сигнальными системами возникает как кратковременное явление после выработки условных связей.

Другой особенностью взаимодействия двух сигнальных систем является их взаимное торможение (или взаимная индукция). Выработка условного рефлекса в пределах первой сигнальной системы (например, мигательного условного рефлекса) задерживается в условиях активации второй сигнальной системы

428

(например, при устном решении арифметической задачи). Наличие *индукционных отношений* между сигнальными системами создает благоприятные условия для отвлечения слова от конкретного явления которое оно обозначает, что приводит к относительной независимости их воздействия. Автоматизация двигательных навыков также свидетельствует об относительной независимости функционирования каждой из сигнальных систем.

Явление элективной (избирательной) иррадиации можно наблюдать и в пределах одной сигнальной системы. В первой сигнальной системе оно представлено *явлением генерализации,* когда стимулы со сходными физическими характеристиками, с места, без обучения начинают вызывать условный рефлекс, ранее выработанный на один из них. Во второй сигнальной системе это явление выражается в селективном возбуждении системы связей между семантически близкими словами. Исследуя явление селективной иррадиации во второй сигнальной системе, можно изучить структуры семантических связей.

Удобным приемом является выработка условного оборонительного рефлекса при сочетании словесного раздражителя с болевым подкреплением и регистрации сосудистых реакций руки и головы, позволяющих

Рис. 53. **Семантическое поле оборонительной и ориентировочной реакции.**

Семантический центр представлен оборонительной реакцией. Соседние по значению слова вызывают ориентировочные реакции *(по Е.Н. Соколову, 1981)*

429



дифференцировать оборонительный рефлекс от ориентировочного. После выработки рефлекса предъявление разных слов вместо условного раздражителя показывает, что центр безусловного оборонительного рефлекса образует не одну, а множество связей с целым набором близких по смыслу слов. Вклад каждого слова в условную оборонительную реакцию тем больше, чем ближе по смыслу оно слову, используемому в качестве условного раздражителя. Слова, близкие по смыслу, образуют *ядро смысловых связей* и вызывают оборонительную реакцию (сужение сосудов руки и головы). Слова, отличные по смыслу, но все же лежащие на границе их семантической близости, вызывают стойкий ориентировочный рефлекс (сужение сосудов руки и расширение сосудов головы) (рис. 53). Другой способ изучения семантических связей связан с ориентировочным рефлексом. Словесный раздражитель включает два компонента: сенсорный (акустический или зрительный) и смысловой или семантический, через который он связан со словами, близкими ему по значению. Чтобы полностью угасить ориентировочный рефлекс, как на сенсорный, так и на смысловой компонент предъявляют слова, входящие в одну смысловую группу (название деревьев, минералов, животных), но отличающиеся друг от друга по акустическим характеристикам. После такого угашения ориентировочных реакций предъявляют

слово, близкое по звучанию к ранее угашенным, но сильно отличающееся от них по смыслу (т. е. из другой смысловой группы). Появление ориентировочной реакции означает, что данное слово относится к другой семантической группе. Тот набор словесных стимулов, на который распространился эффект угасания, представляет единую семантическую структуру, или *семантическое поле ориентировочного рефлекса* [39], который при возбуждении этого поля тормозится. Как показали ис-
430
следования, отключение словесных раздражителей от ориентировочной реакции осуществляется группами в соответствии с теми связями, которыми они объединены у данного человека. Сходным образом происходит и подключение словесных раздражителей к реакциям.

Если в отношении словесных раздражителей применить процедуру выработки дифференцировки, то можно получить сужение семантического поля. Подкрепляя током одно слово и не подкрепляя током другие, близкие ему слова, можно наблюдать, как часть условных оборонительных реакций будет замещаться на ориентировочные. Кольцо ориентировочных реакций как бы приближается к центру семантического поля.

В понятиях концептуальной рефлекторной дуги Е.Н. Соколова словесные раздражители действуют на основе системы связей, сформировавшихся при жизни человека. При выработке условного рефлекса на слово в связь с реакцией вступают целые пучки, группы словесных стимулов. Сила связи определяется смысловой близостью с условным словесным раздражителем. Эти словесные стимулы по аналогии с сенсорными, образующими рецептивное поле командного нейрона, создают *семантическое поле для командных нейронов,* инициирующих оборонительный, ориентировочный и другие рефлексы.

Связь двух сигнальных систем, которая обозначается как «словесный раздражитель — непосредственная реакция», имеет самое широкое распространение. Все случаи управления поведением, движением с помощью слова относятся именно к этому типу связи. При этом речевая регуляция осуществляется не только с помощью внешних речевых сигналов, но и через внутреннюю речь.

Другая важнейшая форма взаимоотношений первой и второй сигнальной системы обозначается как
431
«непосредственный раздражитель — словесная реакция» или функция называния.

Словесные реакции на непосредственные раздражители в рамках концептуальной рефлекторной дуги могут быть представлены как реакции командных нейронов, имеющих особую структуру связей с детекторами. Командные нейроны, ответственные за речевые реакции, обладают потенциально широкими рецептивными полями. Так как связи этих нейронов с детекторами являются пластичными, то их конкретный вид зависит от формирования речи в онтогенезе. Подключения и отключения детекторов в отношении командных нейронов речевых реакций могут происходить и с помощью речевой инструкции, т. е. через другие словесные сигналы.

С этой точки зрения основу функции называния составляет выбор командного нейрона, который управляет программой построения соответствующего слова.

§ 5. Речевые функции полушарий

Понимание словесных раздражителей и осуществление словесных реакций связано с функцией доминирующего, речевого полушария. Клинические данные, полученные при изучении поражений мозга, а также результаты электрической стимуляции структур мозга во время операций на мозге позволили выявить те критические структуры коры, которые важны для способности говорить и понимать речь. Методика, позволяющая картировать области мозга, связанные с речью, с помощью прямого электрического раздражения мозга была разработана в 30-х гг. У. Пенфильдом в Монреале в Институте неврологии по поводу хирургического удаления участков мозга с очагами эпилепсии. Во время процедуры, которая проводилась
432
без наркоза, больной должен был называть показываемые ему картинки. Речевые центры выявлялись по афазической остановке (по потере способности говорить), когда раздражение током попадало на них.

Наиболее важные данные об организации речевых процессов получены в нейропсихологии при изучении локальных поражений мозга. Согласно взглядам А.Р. Лурии, выделяются две группы структур мозга с различными функциями в отношении речевой деятельности. Их поражение

вызывает две категории афазий: *синтагматические* и *парадигматические.* Первые связаны с трудностями динамической организации речевого высказывания и наблюдаются при поражении передних отделов левого полушария. Вторые возникают при поражении задних отделов левого полушария и связаны с нарушением кодов речи (фонематического, артикуляционного, семантического и т. д.).

К передним отделам речевых зон коры относится и центр Брока. Он расположен в нижних отделах третьей лобной извилины, у большей части людей в левом полушарии. Эта зона контролирует осуществление речевых реакций. Ее поражение вызывает *эфферентную моторную афазию,* при которой нарушается собственная речь больного, а понимание чужой речи в основном сохраняется. При эфферентной моторной афазии нарушается кинетическая мелодия слов за счет невозможности плавного переключения с одного элемента высказывания на другой. Больные с афазией Брока большую часть своих ошибок осознают. Говорят они с большим трудом и мало.

Поражение другой части передних речевых зон (в нижних отделах премоторной коры) сопровождается так называемой *динамической афазией,* когда больной теряет способность формулировать высказывания, переводить свои мысли в развернутую речь (нарушение программирующей функции речи). Протекает она

433

на фоне относительной сохранности повторной и автоматизированной речи, чтения и письма под диктовку.

Центр Вернике относится к задним отделам речевых зон коры. Он расположен в височной доле и обеспечивает понимание речи. При его поражении возникают нарушения фонематического слуха, появляются затруднения в понимании устной речи, в письме под диктовку *(сенсорная афазия).* Речь такого больного достаточно беглая, но обычно бессмысленна, так как больной не замечает своих дефектов. С поражением задних отделов речевых зон коры связывают также *акустико-мнестическую, оптико-мнестическую афазии,* в основе которых лежит нарушение памяти, и *семантическую афазию* — нарушение понимания логико-грамматических конструкций, отражающих пространственные отношения предметов.

Новые данные о речевых функциях полушарий были получены в опытах Р. Сперри на больных «с расщепленным мозгом». После рассечения комиссуральных связей двух полушарий у таких больных каждое полушарие функционирует самостоятельно, получая информацию только справа или слева.

Если больному «с расщепленным мозгом» в правую половину зрительного поля предъявить какой-либо предмет, то он может его назвать и отобрать правой рукой. То же самое со словом: он может его прочесть или написать, а также отобрать соответствующий предмет правой рукой; т. е. если используется левое полушарие, то такой больной не отличается от нормального человека. Дефект проявляется, когда стимулы возникают на левой стороне тела или в левой половине зрительного поля. Предмет, изображение которого проецируется в правое полушарие, больной назвать не может. Однако он правильно выбирает его среди других, хотя и после этого назвать его по-прежнему не может. т. е. правое полушарие не может

434

обеспечить *функцию называния предмета,* но оно способно его узнавать.

Хотя с лингвистическими способностями связано левое полушарие, тем не менее правое полушарие также обладает некоторыми языковыми функциями. Так, если предъявить название предмета, то больной не испытывает затруднений в нахождении левой рукой соответствующего предмета среди нескольких других, скрытых от зрения. т. е. правое полушарие может понимать письменную речь.

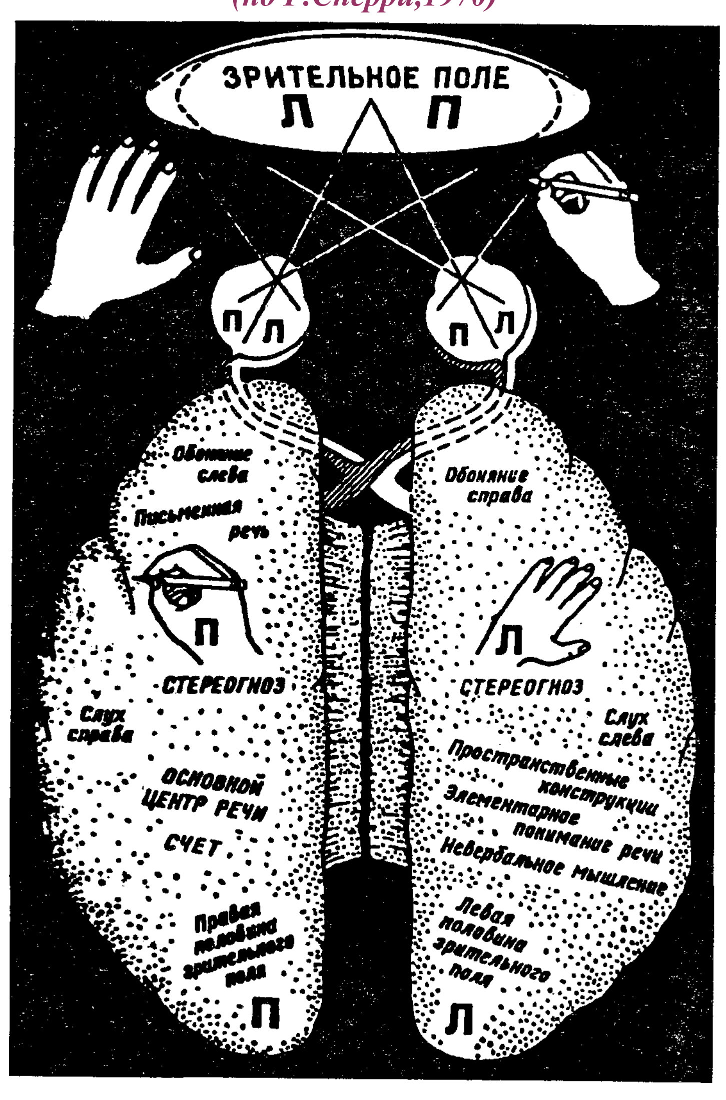
В опытах Дж. ЛеДу и М. Газзанига на больном С.П. (см. [38]), перенесшем комиссуротомию, у которого правое полушарие обладало значительно большими, чем обычно, лингвистическими способностями, было показано, что правое полушарие может не только читать вопросы, но и отвечать на них с помощью левой руки, составляя слова из букв, нанесенных на карточки. Таким же способом больной СП. мог называть предметы, предъявляемые ему зрительно в правое полушарие, а точнее «писать» с помощью правого полушария.

В норме оба полушария работают в тесном взаимодействии, дополняя друг друга. Различие между левым и правым полушариями можно изучать и у здоровых людей, не прибегая к хирургическому вмешательству — рассечению комиссур, связывающих оба полушария. Для этого может быть использован метод Джун Вада — метод «наркоза полушарий». Он был создан в клинике для выявления речевого полушария. По этому методу в сонную артерию на одной стороне шеи вводят

тонкую трубку для последующего введения раствора барбитуратов (амитал-натрия). Так как каждая сонная артерия снабжает кровью лишь одно полушарие, то введенное в нее снотворное попадает в одно полушарие и оказывает на него наркотическое действие. Во время теста больной лежит на спине с поднятыми руками и считает от 100 в обратном порядке.

435

Рис. 54.* Схема функциональной латерализации, составленная на основе раздельного тестирования правого и левого полушарий после рассечения передней комиссуры *(по Р.Сперри,1970)



436

Через несколько секунд после введения наркотика можно видеть, как бессильно падает одна рука пациента, та, которая противоположна стороне инъекции. Затем наблюдается нарушение в счете. Если вещество попадает в речевое полушарие, то остановка счета в зависимости от введенной дозы длится 2-5 мин. Если в другое полушарие, то задержка всего несколько секунд. Таким образом, этот метод позволял на время выключать любое полушарие и исследовать изолированную работу оставшегося.

Использование методик, которые позволяют избирательно подавать информацию только в одно полушарие, дало возможность исследователям продемонстрировать значительные различия в способностях, двух полушарий (рис. 54). Было обнаружено, что левое полушарие участвует в основном в аналитических процессах, оно — база для логического мышления. Левое полушарие обеспечивает речевую деятельность: ее понимание и построение, работу со словесными символами. Обработка входных сигналов осуществляется в нем, по-видимому, последовательным образом. Правое полушарие обеспечивает конкретно-образное мышление, имеет дело с невербальным материалом, отвечает за определенные навыки в обращении с пространственными сигналами, за структурно-пространственные преобразования, способность к зрительному и

тактильному распознаванию предметов. Поступающая к нему информация обрабатывается одномоментно и целостным способом. С правым полушарием связаны музыкальные способности.

В последние годы усиленно отстаивается точка зрения, что в функциях различных полушарий отражаются различные способы познания. Функции левого полушария отождествляются с аналитическим мышлением. Функция правого полушария — интуитивное мышление. По мнению Р. Орнстейна, принятая

437

система образования строится исключительно на развитии способностей левого полушария, т. е. языкового и логического мышления, а функции правого полушария специально не развиваются. Невербальному интеллекту не уделяется должного внимания.

Исследование функциональной асимметрии мозга у детей показало, что первоначально обработка речевых сигналов осуществляется обоими полушариями и доминантность левого формируется позже. Если у ребенка, научившегося говорить, возникает поражение речевой области левого полушария, то у него развивается афазия. Однако примерно через год речь восстанавливается. При этом центр речи перемещается в зону правого полушария. Такая передача речевой функции от левого полушария правому возможна лишь до 10 лет. Специализация правого полушария в функции ориентации в пространстве возникает также не сразу: у мальчиков в возрасте от 6 лет, а у девочек — после 13 лет.

Данные о лингвистических способностях правого полушария, а также сходство функций обоих полушарий на ранних этапах онтогенеза скорее свидетельствуют о том, что в процессе эволюции оба полушария, обладая первоначально сходными, симметричными функциями, постепенно специализировались, что и привело к появлению доминантного и субдоминантного полушарий.

Еще очень мало известно о причинах, которые привели к специализации полушарий. Наиболее интересным и обоснованным является объяснение этого процесса Дорин Кимурой и ее коллегами (см. [43]). Исходя из того что речевая функция левого полушария связана с движениями ведущей правой руки, она предполагает, что специализация левого полушария для речи является следствием не столько асимметричного развития символических функций, сколько развития определенных двигательных навыков, которые

438

помогают в общении. Язык появился потому, что левое полушарие оказалось приспособленным для некоторых видов двигательной активности.

Связь левого полушария с определенными типами движения хорошо известна в клинике. Рука, соответствующая полушарию с речевым центром (чаще правая), обнаруживает большие способности к тонким движениям, чем рука, связанная с недоминантным полушарием. Больные с повреждением в левом полушарии и без правостороннего паралича тем не менее испытывают затруднения в воспроизведении сложной последовательности движений рук и сложных позиций пальцев. У глухонемых поражение левого полушария сопровождается распадом языка жестов, что сходно с распадом речи у нормально говорящих людей.

Д. Кимура полагает, что в эволюционном плане именно развитие руки как органа языка жестов, ее манипулятивных способностей и привело к развитию левого полушария. Позже данная функция у руки была передана голосовой мускулатуре.

Левое полушарие превосходит правое также и в способности понимать речь, хотя эти различия менее выражены. Согласно моторной теории восприятия главным компонентом распознавания речевых звуков являются кинестезические сигналы, возникающие от мышц речевого аппарата при восприятии речевых сигналов. В этом особая роль принадлежит моторным системам левого полушария.

Речевые функции у правшей преимущественно локализованы в левом полушарии. И лишь у 5% лиц речевые центры в правом полушарии. У 70% леворуких центр речи, так же как и у праворуких, в левом полушарии. У 15% леворуких центр речи в правом полушарии.

Функциональная асимметрия мозга обнаружена не у всех людей. Примерно у одной трети она не выражена, т. е. полушария не имеют четкой функциональной

439

специализации. Между специализированными полушариями существуют отношения взаимного торможения. Это видно по усилению соответствующих функций у однополушарного человека по сравнению с нормальным.

Соотношение активности двух полушарий может быть очень различным. На этом основании И.П.Павловым были выделены специфически человеческие типы высшей нервной деятельности:

художественный, мыслительный и средний.
Художественный тип характеризуется преобладанием активности первой сигнальной системы над второй. Люди художественного типа имеют преимущественно «правополушарное» образное мышление. Они охватывают действительность целиком, не разделяя ее на части.
Для *мыслительного типа* характерно преобладание второй сигнальной системы над первой, т. е. «левополушарного» абстрактного мышления. Средний тип характеризуется уравновешенностью функционирования двух сигнальных систем. Большинство людей относится к этому типу.

§ 6. Мозг и сознание

Особенностью психики человека является осознанность многих процессов его внутренней жизни.
Сознание — функция человеческого мозга. Его часто определяют как «высший уровень психического отражения действительности, присущий только человеку как общественноисторическому существу» (Краткий психологический словарь, 1985. С. 328). Конкретизируя такое определение, Д.И. Дубровский подчеркивает, что сознание предполагает осознание не только внешних объектов, но и осознание себя как личности и своей психической деятельности. В определении,
440
предлагаемом П.В. Симоновым, подчеркивается коммуникативная функция сознания. Сознание определяется им «...как знание, которое с помощью слов, математических символов и обобщающих образов художественных произведений может быть передано, может стать достоянием других членов общества» [36, с. 169]. Осознать — значит получить возможность сообщить, передать свое знание другому. А все то, что не может быть сообщено людям — неосознаваемо. Из такого определения следует, что появление сознания связано с развитием специальных средств передачи, среди которых ведущая роль принадлежит речи.
Большинство исследователей являются сторонниками *вербальной теории сознания.* Они говорят о решающей роли речевой деятельности в феномене сознания. Эти взгляды подкрепляются нейрофизиологическими данными. Отсутствие словесного отчета об условной реакции означает отсутствие ее осознания. Неадекватная вербализация — это неадекватное осознание реально действующего стимула и совершенной реакции. Восстановление сознания после длительной комы у лиц, перенесших черепномозговую травму, проходит несколько стадий. Первым признаком возвращения сознания является открывание глаз, затем фиксация взора на близких лицах, понимание речи и, наконец, собственная речь. Исследование внутри-полушарных связей на основе ЭЭГ в процессе восстановления сознания указывает на решающую роль речевых структур. Только на стадии, когда у больного возвращается способность понимать речь, восстанавливаются характерные для человека связи на частоте альфа-ритма между моторно-речевыми зонами левого полушария и другими областями коры.
Для осознания любого внешнего раздражителя решающее значение имеет активация связей между воспринимающей областью коры больших полушарий и
441
моторной речевой областью. Существенная роль в этом процессе принадлежит механизму неспецифической активации. Значение реакций активации для осознания вызывающих ее стимулов показано многими работами.
По данным Б. Либэт, если продолжительность активации корковых нейронов проекционной коры на слабый стимул не менее 500 мс, то стимул осознается. Если же активация короче, то сигнал пропускается, не замечается. Ю.Л. Гоголицын, Ю.Д. Кропотов, изучая у человека нейронную активность неспецифических ядер таламуса — структуры, ответственной за локальную реакцию активации, — показали, что опознание буквы и цифры в трудных условиях наблюдения происходит, если реакция нейронов длится не менее 300 мс. Исследователи связывают осознание стимула с избирательным изменением возбудимости кортикальных структур через вовлечение таламического механизма фокусированного внимания.
В опытах Э.А. Костандова [15] эмоциональные и нейтральные слова предъявлялись с короткой экспозицией (15 мс), что делало невозможным их осознание. Неосознаваемые эмоциональные слова вызывали ВП (Н200, ГЕ300) не только в затылочной, но и в других областях коры, тогда как на осознаваемые эмоциональные слова волна П300 возникала более локально — только в затылочной области.
Различие ВП на осознаваемые и неосознаваемые словесные раздражители свидетельствует о том, что активация неспецифических систем осуществляется через кортикофугальные пути от

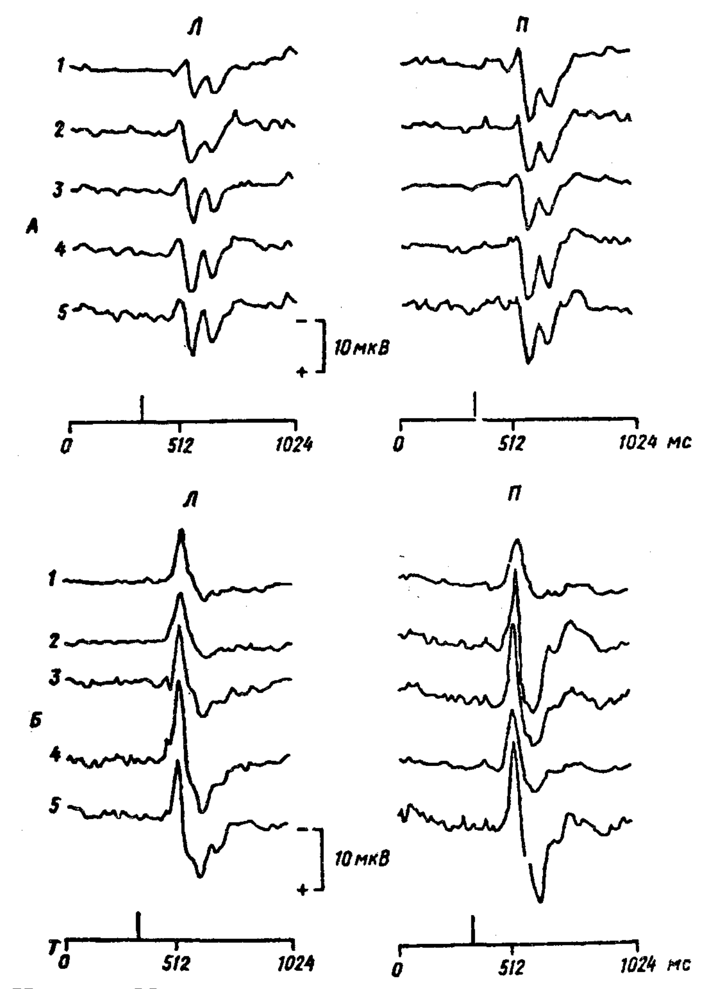
семантических механизмов. При осознании стимула возникает локальная активация в корковых структурах, воспринимающих данный раздражитель, за счет корково-таламо-коркового механизма. Неосознаваемый стимул вызывает более *диффузную* и более *слабую активацию коры*

442

Рис. 55. ВП на неосознаваемые стимулы.

А — усредненные ВП на неосознаваемые нейтральные слова. В левое поле зрения *(Л)* предъявляли слово «поле», в правое поле зрения *(П)* — слово «море»; *Б* — усредненные ВП на неосознаваемое эмоциональное слово « жена» *.1-2* — ассоциативные области левого и правого полушарий; *3-4* — затылочные области левого и правого полушарий; 5 — вертекс *(по Э.А. Костандову, 1983);* вертикальная черта — отметка стимула

443



больших полушарий. На рис. 55 показано, что на неосознаваемое эмоциональное слово мозг реагирует большей амплитудой П300, чем на нейтральное. Это подтверждает, что на бессознательном уровне также имеет место семантический анализ, в который вовлечены оба полушария. Таким образом, только после анализа и синтеза семантических свойств применяемых раздражителей определяется характер активирующих влияний на кору больших полушарий, в том числе степень их локальности.

Оптимальные условия осознанного восприятия обеспечиваются включением механизма избирательного внимания.

Г.В. Гершуни описал так называемую *субсенсорную зону, т. е.* зону подпороговых раздражителей, на которые можно выработать условные рефлексы, но которые, однако, не будут осознаваться испытуемым. В его опытах неощущаемый звук (на 3-6 дб ниже слухового порога) подкреплялся болевым раздражением, вызывающим КТР. После 25-35 таких сочетаний КГР начинал появляться на изолированное предъявление подпорогового звука. Была выработана также условнорефлекторная блокада альфа-ритма на подпороговый звук (на 6-12 дб ниже порога слышимости), сопровождающийся засветом, вызывающим депрессию альфа-ритма. Таким образом на неосознаваемом уровне возможна условнорефлекторная деятельность, хотя и в

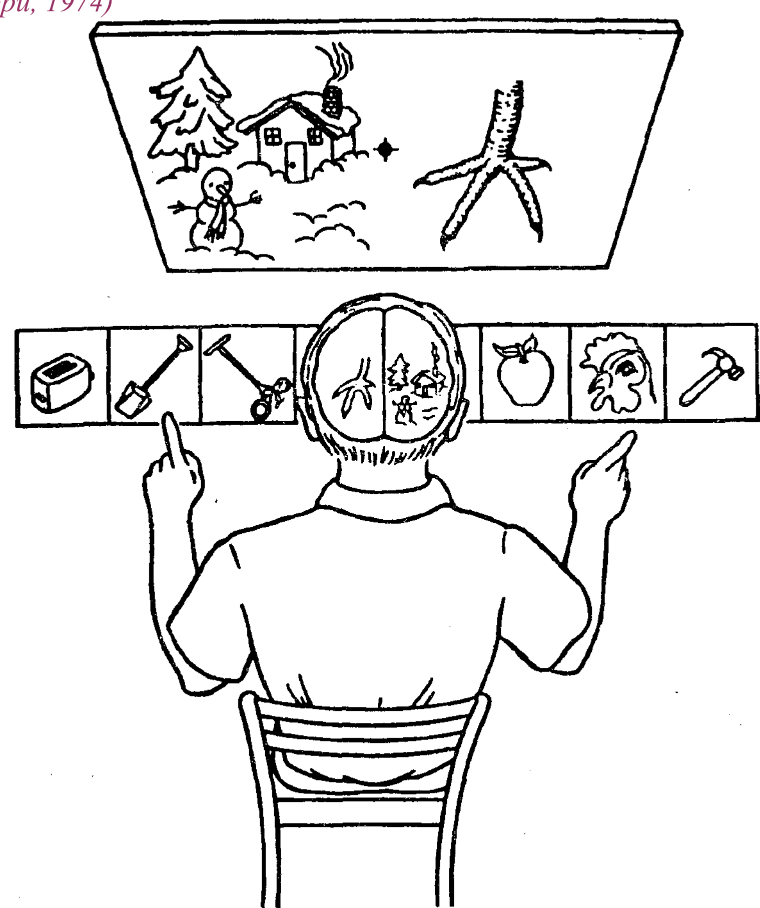
достаточно узкой зоне, вблизи субъективных порогов.

Открытие функциональной асимметрии мозга подчеркивает связь сознания с функциями доминантного речевого полушария. По клиническим, наблюдениям при левосторонних припадках сознание утрачивается раньше, чем при правосторонних. При восстановлении процесс идет в обратной последовательности. Припадочная кома и оглушение после левосторонних припадков исчезают медленнее.

444

Рис. 56. Одновременное предъявление различных стимулов правому и левому полушариям больного СП. с «расщепленным мозгом».

Левое полушарие «видело» лапу цыпленка, тогда как правому полушарию показывали зимний пейзаж *(по Р. Сперри, 1974)*



Доминантное полушарие в норме держит под контролем функции субдоминантного. Эти взаимоотношения были продемонстрированы Дж. ЛеДу и М. Газзанигой (см. [43]) на их уникальном больном СП. с

445

«расщепленным мозгом» в опыте «с цыпленком и лопатой для снега». Больному слева от точки фиксации предъявлялась картинка — зимний дворик с неубранным снегом — и которая, следовательно, проецировалась в правое полушарие. Одновременно справа от фиксационной точки — лапа цыпленка. Т.е. эта картина проецировалась в левое полушарие. Больной получал задание отобрать левой и правой рукой из серии картинок те, которые ему были показаны. Он успешно решил эту задачу, левой рукой выбрав «цыпленка» , а правой «лопату». На вопрос: «Почему он это сделал?», — ответил, что «я видел лапу и выбрал цыпленка, а вы должны вычистить курятник лопатой». Анализируя эти данные, Дж. ЛеДу и М. Газзанига пришли к заключению, что вербальные механизмы не всегда посвящены в знание источника наших действий и могут приписывать действиям причину, которой на самом деле не существует (рис. 56).

Исследования на «расщепленном мозге» показали, что каждое полушарие может выносить самостоятельные суждения, которые в ряде случаев могут не совпадать. Так, больной СП. при проекции вопроса в правое полушарие: «Какой работой он хотел бы заняться? » отвечал — « автогонками », а при предъявлении того же вопроса в левое полушарие — «чертежником». От

согласованности оценок, выносимых полушариями, зависит настроение человека. При совпадении суждений больной спокоен, легок в общении, приятен. Если же оценки расходятся, поведение больного становится трудно управляемым, появляется гиперактивность, агрессивность.

Ввиду того что каждое полушарие может иметь собственную независимую систему оценок значения событий, Р. Сперри говорит об удвоении сознания у таких больных. Однако у нормального человека ведущая роль в вынесении суждений принадлежит ре-

446

чевому, *доминантному полушарию.* Хотя определенные лингвистические способности присущи и *субдоминантному полушарию.* Сознание связано с лингвистическими механизмами, по-разному представленными в левом и правом полушариях.

Неосознаваемые психические процессы охватывают обширную сферу явлений. П.В. Симонов [36] предлагает выделять среди них по крайней мере две группы. Первая группа — *подсознание.* К ней принадлежит все то, что ранее уже было осознано и вновь может стать осознаваемым в определенных условиях. Это различные автоматизированные навыки, глубоко усвоенные человеком нормы поведения, мотивационные конфликты, вытесненные из сферы сознания. Подсознание предохраняет человека от излишних энергетических трат, защищает от стресса.

Другая группа неосознаваемых психических явлений — *сверхсознание* или интуиция, связана с процессами творчества, которые не контролируются сознанием. Сверхсознание — источник новой информации, гипотез, открытий. Его нейрофизиологическая основа — трансформация следов памяти и порождение из них новых комбинаций, создание новых временных связей, порождение аналогий. За сознанием остается функция отбора гипотез на основе их логического анализа. Направление развития сверхсознания определяется доминирующей потребностью. Сверхсознание играет важнейшую роль в появлении научных открытий и создании художественных произведений, шедевров искусств.

Глава XV. ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ РАЗЛИЧИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА

§ 1. Донервные теории индивидуальности

В повседневной жизни мы замечаем, что люди, попадая в одни и те же ситуации, ведут себя по-разному. Однако за этим большим разнообразием поведенческих реакций и поступков проступают некоторые общие схемы или типы поведения. Это обстоятельство было отмечено еще в древние времена и было положено в основу греческой медицины, испытавшей сильное влияние Гиппократа (V в. до н.э.). Греческая (или греко-арабско-персидско-таджикская) медицина основана на признании четырех элементов или стихий природы: воздуха, воды, огня и земли. Соответственно и в организме человека различаются четыре основные материи, каждая из которых соответствует одному из элементов или стихий природы (кровь, лимфа, желчь, черная желчь). Комбинация этих материй и определяет особенности, тип поведения человека. Эта идея легла в основу первой классификации темпераментов, изложенной в трудах Гиппократа. Он считал, что уровень жизнедеятельности человека зависит от соотношения четырех жидкостей (материй), циркулирующих в организме — крови, желчи, черной желчи и слизи (лимфы, флегмы).

Смесь этих жидкостей определяет индивидуальное своеобразие каждого организма. В переводе с греческого на латинский слово «смесь» звучит как «temperamentum». Отсюда классификация индивидов была названа классификацией темпераментов. И сейчас известна как учение Гиппократа о четырех видах тем-

448

пераментов. Основные типы темперамента получили свои названия по тем жидкостям, которые согласно этому учению преобладали у человека: сангвинический связан с преобладанием крови (лат. — sanquis), холерический с желчью (лат. — choie), меланхолический с черной желчью (лат. — melaina choie), флегматический со слизью (лат. — phlegma).

Для *сангвиника* характерны довольно высокая психическая, эмоциональная активность, богатая жестикуляция. Он подвижен, впечатлителен, быстро отзывается на окружающие события, сравнительно легко переживает неудачи и неприятности.

Поведение *холерика* отличает высокий уровень активности, энергичность действий, резкость и стремительность движений, сильные, импульсивные и ярко выраженные эмоциональные переживания. Несдержанность, вспыльчивость в эмоциогенных ситуациях.

Темперамент *меланхолика* отличается низким уровнем нервнопсихической активности, высокой эмоциональной реактивностью; отсюда эмоциональная ранимость, сниженный уровень двигательной и речевой активности. Меланхолик замкнут, склонен к тяжелым внутренним переживаниям при отсутствии серьезных причин.

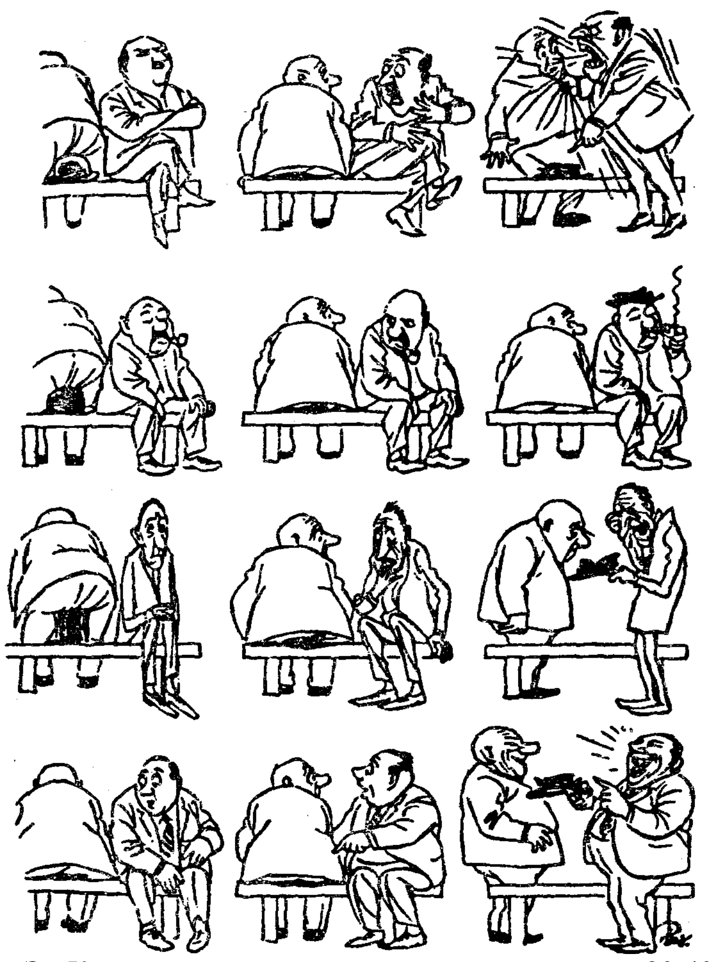
Флегматика отличает низкий уровень поведенческой активности. Он медлителен, спокоен, ровен. Ему трудно переключаться с одной деятельности на другую. Характеризуется постоянством чувства и настроений.

Сравнивая поведенческие особенности четырех типов темперамента, не трудно предсказать, как будут вести себя лица с разными темпераментами в критической ситуации (рис. 57).

Классификация темпераментов Гиппократа относится к гуморальным теориям. Позже эта линия была продолжена немецким философом И. Кантом, который также считал природной основой темперамента особенности крови.

449

Рис. 57. **Четыре типа реагирования на одну и ту же ситуацию в зависимости от темперамента** ***(по X. Битструпу, 1968)***



Теория темперамента Э. Кречмера, получившая распространение в 30-40-х гг. нашего века, строилась на изучении связи психических особенностей человека с его конституцией. Он определяет темпераменты на основе выделенных им конституционных типов сло-

450

жения. Им было замечено, что у больных, страдающих маниакально-депрессивным психозом (циклотимией), чаще встречается пикническое телосложение: широкая грудь, коренастая, широкая фигура, крупная голова, выступающий живот. У больных шизофренией чаще можно видеть астенический тип конституции: длинная и узкая грудная клетка, длинные конечности, удлиненное лицо, слабая мускулатура. Пикническому конституционному типу, по Кречмеру, соответствует циклоидный (циклотимический) темперамент, для которого характерна адекватная реакция на внешние стимулы, открытость, естественность, плавность движений. Настроение таких лиц измеряется шкалой от веселого настроения у маниакальных субъектов до сниженного мрачного состояния духа у депрессивных индивидов. Астеническому типу конституции соответствует

шизоидный (шизотимический) темперамент: замкнутость, уход в себя, неадекватность реакций внешним воздействиям. Настроение их измеряется по шкале, на одном полюсе которой аффективность и раздражительность, на другом — бесчувственность, равнодушие. По мнению Э. Кречмера, связь телосложения с психикой, отчетливо выступившая у больных, существует и у здоровых, но в скрытой форме.

К морфологическим теориям темперамента относится не только теория Э. Кречмера, но и концепция американского психолога У. Шелдона, который выделил три основных типа соматической конституции: эндоморфный, мезоморфный и эктоморфный. Эндоморфный тип отличается мягкостью и округлостью внешнего облика, слабым развитием костной и мышечной систем. Ему соответствует темперамент с чувственными устремлениями, любовь к комфорту, мышечная расслабленность, наслаждение едой, душевная теплота в общении с другими людьми. Мезоморфный тип характеризуется развитой костно-мышечной системой,

451

атлетичностью, силой. Для него характерна резкость движений. Ему соответствует темперамент со склонностью к риску, потребностью в физических упражнениях, активность, смелость, властолюбие, безразличие к боли, агрессивность. Эктоморфному типу конституции соответствует хрупкость телосложения, отсутствие выраженной мускулатуры. Такие лица характеризуются сдержанностью, общей заторможенностью, скрытностью, пугливостью, склонностью к одиночеству.

Выводы Э. Кречмера и У. Шелдона неоднократно подвергались экспериментальным проверкам. Многие результаты были противоречивыми. Однако в целом исследователи пришли к заключению, что между телосложением и психическими качествами человека, а именно чертами темперамента, существует хотя и слабая, но статистически достоверная связь.

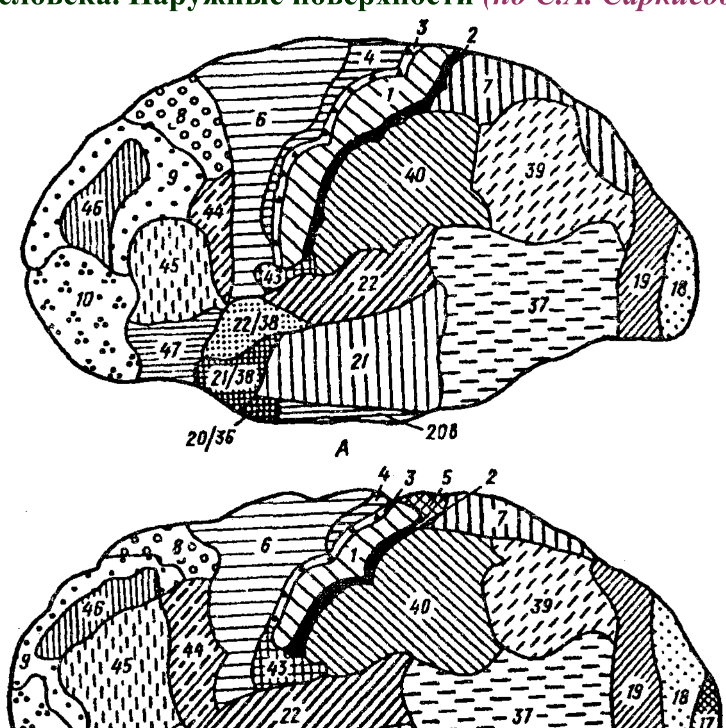
§ 2. Теория И.П. Павлова о типах высшей нервной деятельности

Основным недостатком гуморальных и морфологических теорий являлось то, что они игнорировали роль центральной нервной системы в возникновении индивидуальных различий. Согласно современным морфологическим данным существуют большие индивидуальные различия в цитоархитектонике коры головного мозга (рис. 58). Крупной заслугой И.П. Павлова явилось то, что он связал четыре типа темперамента, выделяемых античной классификацией, *со свойствами нервной системы, выделив среди них силу, уравновешенность и подвижность возбудительного и тормозного процесса.* Четыре основных типа комбинаций этих свойств И.П. Павлов описал как четыре типа высшей нервной деятельности.

Сильный, уравновешенный, подвижый тип нервной системы рассматривался им как соответствующий темпераменту сангвиника. Сильный, уравно-

452

Рис. 58. **Два варианта *(А, Б)* расположения цитоархитектонических полей коры мозга человека. Наружные поверхности *(по С.А. Саркисову, 1964)***



вешенный, инертный — характеристика темперамента флегматика. Сильный, неуравновешенный — соответствует темпераменту холерика. Слабые нервные процессы — отличительная черта меланхолика.

В лаборатории И.П. Павлова на собаках были разработаны экспериментальные методы, которые позволяли измерять основные свойства нервных процессов.

453

Были созданы две программы испытаний для определения типа высшей нервной деятельности у собак: «большой стандарт» и «малый стандарт». Обследование по «большому стандарту» занимало около 2 лет, для «малого стандарта» требовалось 6-7 месяцев.

В составе «большого стандарта» сила нервных процессов — возбуждения и торможения — могла определяться несколькими методами.

Для оценки силы возбуждения использовали:

1. Скорость образования и упрочения условного рефлекса. Чем быстрее шел процесс, тем сильнее возбудительный процесс у собаки.

2. Методика сверхсильного раздражения. Для этого при выработке условного рефлекса в качестве условного стимула брали сверхсильный раздражитель (трещотку). Если рефлекс не вырабатывался, это означало, что развивалось запредельное торможение из-за недостаточной силы у возбудительного процесса. Определялась интенсивность условного сигнала, при котором впервые развивалось запредельное торможение.

3. Кофеиновая проба. Животному в молоко добавляли небольшую дозу кофеина. Это увеличивало возбудимость корковых клеток и усиливало действие условных раздражителей. Определяли дозу кофеина, при которой наблюдалось ослабление условного рефлекса. Чем больше была доза, при которой возникало ухудшение условнорефлекторной деятельности, тем сильнее процесс возбуждения.

О силе тормозного процесса судили:

1) по скорости выработки тонкой дифференцировки; 2) по скорости угасания условного рефлекса после отмены подкрепления. Считалось, что чем сильнее процесс торможения, тем быстрее идет процесс угашения или выработка отрицательных условных рефлексов; 3) по эффекту от удлинения действия дифференцировочного условного раздражителя до 3-5 мин,

454
чтобы усилить напряжение тормозного процесса, 4) с той же целью давали малые дозы брома. Если тормозной процесс во время дифференцировочного раздражителя не выдерживал, то возникало растормаживание, нарушение дифференцировки.
Подвижность нервных процессов определялась:
1) по скорости переделки дифференцировки, когда положительный условный сигнал переделывался в отрицательный и наоборот. Определялось время и легкость переделки; 2) другим приемом была «сшибка» нервных процессов, когда сразу же после дифференцировочного раздражителя дается положительный условный раздражитель. В результате столкновения возбуждения и торможения возможно появление нарушений высшей нервной деятельности. На этом основании можно судить о высокой или низкой подвижности нервных процессов.
В составе «малого стандарта» число методик сокращено.
I. Для оценки силы возбуждения определяют скорость выработки условного рефлекса и используют кофеиновую пробу.
П. Сила торможения оценивается по скорости выработки дифференцировки и по результату продления действия дифференцировочного раздражителя (до 5 мин).
III. Подвижность нервных процессов в основном оценивается по скорости и легкости переделки сигнального значения раздражителя.
Более сложная ситуация сложилась с измерением свойства уравновешенности. В начале отдельно оценивалась сила процесса возбуждения и торможения. Затем эти данные сопоставлялись и делались выводы об уравновешенности по свойству силы. Таким образом, уравновешенность уже по способу измерения выступала как вторичное или производное свойство. Значительные трудности возникали, когда силы процесса
455
возбуждения и торможения определялись различными трудно сопоставимыми методами, например, с помощью кофеиновой пробы, с одной стороны, и скоростью выработки условного рефлекса — с другой. Поэтому чаще для измерения уравновешенности по силе нервных процессов стали использовать скорость выработки положительных и отрицательных условных рефлексов. Сравнение их давало ответ об уравновешенности по силе.
Однако несовпадение оценок силы возбуждения и торможения по показателю скорости выработки условных рефлексов с результатами кофеиновой пробы или продления действия дифференцировочного раздражителя побудило исследователей выделить способность к научению в самостоятельное свойство.
В лаборатории В.Д. Небылицына оно получило название *динамичности* [26]. При равной скорости выработки положительного и тормозного условного рефлекса имеет место уравновешенность по динамичности.
Для определения типов высшей нервной деятельности у человека были также разработаны специальные методики. Силу нервной системы часто оценивают по:
1) пределу работоспособности коры путем измерения порога запредельного торможения, которое вызывают процедурой угашения с подкреплением. После некоторого числа повторений подкрепляемого условного раздражителя происходит уменьшение условного ответа, что свидетельствует о развитии запредельного торможения, т. е. о слабости процесса возбуждения;
2) по сопротивляемости нервной системы к тормозящему действию побочных раздражителей. Известно, что абсолютная зрительная или слуховая чувствительность при действии посторонних раздражителей понижается у лиц со слабой нервной системой, а при сильной нервной системе остается неизменной или даже повышается;
456
3) по зрительным и слуховым абсолютным порогам, которые тем ниже, чем слабее нервная система. Обратные отношения между силой возбуждения и абсолютной сенсорной чувствительностью были подтверждены многими исследованиями;
4) измеряя чувствительность зрения к точечному раздражителю, находят ту силу побочного раздражителя, при которой вызванное им повышение чувствительности сменится ее понижением. Чем слабее нервная система, тем при меньшей силе побочного раздражителя будет происходить смена эффектов.

§ 3. Свойства нервной системы и их измерения

Общим свойством большинства методик, применяемых для измерения свойств нервных процессов

в лаборатории И.П. Павлова, является их условнорефлекторный характер. Наиболее часто используется процедура выработки положительных и отрицательных условных рефлексов, их переделка.

С развитием методов электрофизиологии мозга традиционно применявшиеся для диагностики свойств нервной системы условнорефлекторные показатели были дополнены безусловно-рефлекторными реакциями. Это расширило возможности исследователей для определения наиболее устойчивых, врожденных характеристик высшей нервной деятельности. Для этих целей наиболее успешно применяется ЭЭГ (ее частотный спектр, реакция усвоения ритма мелькающего света на разных частотах, усредненный вызванный потенциал).

Использование большого арсенала самых разнообразных методик для диагностики свойств привело Э.А. Голубеву с сотрудниками к заключению о необходимости разделения свойств нервной системы на те, которые в большей мере связаны с особенностью

457

условнорефлекторной деятельности, и те, в которых в основном представлен безусловно-рефлекторный компонент деятельности. Таким образом, свойство «сила» подразделяется на силу безусловного возбуждения и торможения и силу условного возбуждения и торможения. Уравновешенность безусловного возбуждения и торможения была определена как *свойство активированности.* Его отличают от уравновешенности условного возбуждения и торможения или баланса по динамичности. Подвижность безусловного возбуждения и торможения определяется как *лабильность.* Подвижность, измеряемая по результатам переделки, это подвижность условного возбуждения и торможения.

На основе всестороннего изучения больших групп испытуемых и обработки полученных результатов методами факторного анализа был предложен ряд биоэлектрических показателей для оценки природных свойств нервной системы. Для характеристики силы нервной системы выделен комплекс реакций, вошедших в единый фактор силы. Среди них наибольшую диагностическую силу имеет энергия реакции усвоения световых вспышек на чистоте 4-6 в с. Чем сильнее выражена реакция, тем слабее нервная система человека. В этот же фактор силы вошел также с отрицательным знаком показатель дельта- и тета-волн фоновой ЭЭГ.

Безусловно-рефлекторное свойство лабильности (скорость смены процессов возбуждения и торможения) измеряется величиной реакции усвоения световых мельканий с частотой бета-ритма (18 в с; 25 в с) и выраженностью в фоновой ЭЭГ колебаний бета-1 и бета-2. Чем выше энергия этих частот, тем выше лабильность нервной системы человека. Оценка по этим показателям близка измерению критической частоты мельканий.

458

Одним из главных показателей высокой активированности является появление высоких гармоник в реакции усвоения при применении световых мельканий низкой частоты. Чем больше их доля, тем сильнее выражено свойство активированности и тем выше индивидуальный уровень активации испытуемого.

Большой интерес у дифференциальных психофизиологов вызывают близнецы. Изучая их, ученые пытаются понять, какие свойства, качества человека определяются генами, а какие формируются в зависимости от окружения, среды. В результате сопоставления реакций однояйцовых близнецов с двуяйцовыми и нероДственниками И.В. Равич-Щерба удалось показать генетическую обусловленность реакции перестройки биотоков мозга на вспышки света с частотой 10 и 25 кал/с. Это подтверждает правомерность использования реакции перестройки биотоков мозга для характеристики природных свойств нервных процессов. С помощью близнецового метода выявлена генетическая обусловленность альфа-ритма человека и показана незначительная роль генетического фактора в регуляции бета-активности. Монозигодные близнецы, характеризующиеся сходными природными свойствами, могут различаться по силе процесса возбуждения, если ее измерять методом угашения с подкреплением.

Исследователи различают *общие* и *частные (или парциальные) свойства нервной системы.* Частные свойства отражают свойства отдельных анализаторов и, следовательно, зависят от модальности стимулов, используемых для их диагностики. К частным свойствам может быть отнесена чувствительность одного из анализаторов, которая может отличаться от чувствительности других. По В.Д. Небылицыну [26], общие свойства нервной системы должны характеризовать особенности тех мозговых структур, которые выполняют функции регуляции и управления основными

459

звеньями поведенческого акта (мотивацией, эмоциями, программированием, оценкой результатов и т.д.). Он относит к ним передние отделы новой коры, а также лимбическую и неспецифическую системы мозга.

Главное направление развития дифференциальной психологии и психофизиологии Б.М. Теплови В.Д. Небылицын связывали не с определением типов высшей нервной деятельности, а с изучением отдельных свойств нервной системы и выявлением их сочетаний («измерительный подход»). Они отмечали, что четыре типа высшей нервной деятельности, выделенные И.П. Павловым, представляют, по существу, абстрактные модели, некоторые из которых встречаются крайне редко (например, флегматик). Кроме того, по-видимому, существует значительно большее число типов высшей нервной деятельности, соответствующих разнообразным вариантам сочетания свойств нервной системы. Согласно другой точке зрения важным направлением исследования является установление связи комплексов свойств, выявленных разными методами, с поведенческими типами темпераментов, описанных И.П. Павловым («типологический подход»).

В рамках этого направления изучаются связи свойств нервной системы с художественным и мыслительным типами, по И.П. Павлову.

Принадлежность испытуемых к «художественному», «мыслительному» и «среднему» типам определялась с помощью теста Векслера (измерение вербальности и невербальности интеллекта) и методики Борисовой (по результатам узнавания и описания по памяти рисунков). Затем у этих же лиц с помощью ЭЭГ-методик определяли безусловно-рефлекторные свойства нервной системы: силу, активированность, лабильность. Было установлено, что если для человека характерно сочетание слабых нервных процессов с инертностью и инактивированностью, что соответ-

460

ствует меланхолическому темпераменту, то он принадлежит к «мыслительному» типу. Если же у человека показатели силы, лабильности и активированности высоки, что, как известно, на физиологическом уровне представляет «холерический» темперамент, то можно прогнозировать, что данный обследуемый обнаружит все особенности «художественного» типа. При этом более высокие показатели силы и лабильности, как правило, обнаруживает ведущее полушарие; правое — у «художников» и левое — у «мыслителей» . В этих работах отчетливо проявилась возможность сближения двух подходов: «измерительного» и «типологического» или двух уровней исследования: физиологического и поведенческого (психологического), часто развиваемых разобщенно.

§ 4. Темперамент в структуре индивидуальности

Четыре основных типа темперамента — это четыре типа поведения. Следовательно, темперамент — категория поведенческая. При этом темперамент ни в какой мере не характеризует содержательную сторону личности (мировоззрение, взгляды, убеждения, интересы). Содержательная сторона личности связана с характером. *Темперамент* — это совокупность формальных, динамических характеристик поведения. При этом имеют в виду прежде всего энергетический уровень поведения: его интенсивность, скорость, темп, а также эмоциональные особенности поведения. Исследователи выделяют большое число самых различных свойств темперамента, среди которых импульсивность, тревожность, пластичность, эмоциональная возбудимость, сила эмоций, реактивность и многие другие. Расходясь во взглядах на количество и значимость этих свойств, большинство ученых признают существование двух основных свойств темперамента или двух

461

базальных формально-динамических характеристик поведения. Это *общая активность* и *эмоциональность.*

Активность в концепции темперамента Я. Стреляу рассматривается как проявление энергетического уровня поведения, и для ее измерения создан специальный опросник (показатель «В», по Я. Стреляу). С активностью как свойством темперамента наиболее часто положительно коррелируют свойства нервной системы: сила и активированность, измеряемые с помощью ЭЭГ-методик. Для оценки эмоциональности как свойства темперамента также могут использоваться различные тесты-опросники, измеряющие тревожность (по Спильбергеру, Тейлор) и нейротизм (по Г. Айзенку). На физиологическом уровне эмоциональность измеряется вегетативными и ЭЭГ-показателями.

Отличительной особенностью темперамента является его устойчивость. Это означает, что человек не может обнаруживать то черты холерика, то черты меланхолика. Также мала вероятность

изменения темперамента в процессе жизни, например, превращение человека из флегматика в сангвиника или меланхолика, хотя долговременные и направленные воздействия окружающей среды в сенситивный период могут привести к радикальным изменениям формально-динамических особенностей поведения.

Темперамент является результатом взаимодействия двух факторов: *наследственного* и *средового (фенотип).* Влияние наследственного фактора на особенности поведения хорошо изучено на животных. Так, в результате отбора и разделения наиболее активных и пассивных крыс по двигательному поведению и селективного их скрещивания в пределах каждой группы через несколько поколений удалось вывести две чистые линии: «активных» и «пассивных» крыс, поведение которых различается уровнем дви-

462

гательной активности. В основе такого деления — различие животных по *генотипу.*

Наследственная природа свойства подвижности нервной системы исследовалась В.К. Федоровым, который также составлял отдельные группы крыс: с высокой, средней и низкой подвижностью. Затем у потомства каждой из групп животных было исследовано свойство подвижности. Оказалось, что потомство «подвижной» группы более часто обнаруживало это качество (50%), чем потомство других групп. В этих опытах показателем подвижности была переделка сигнального значения пары стимулов.

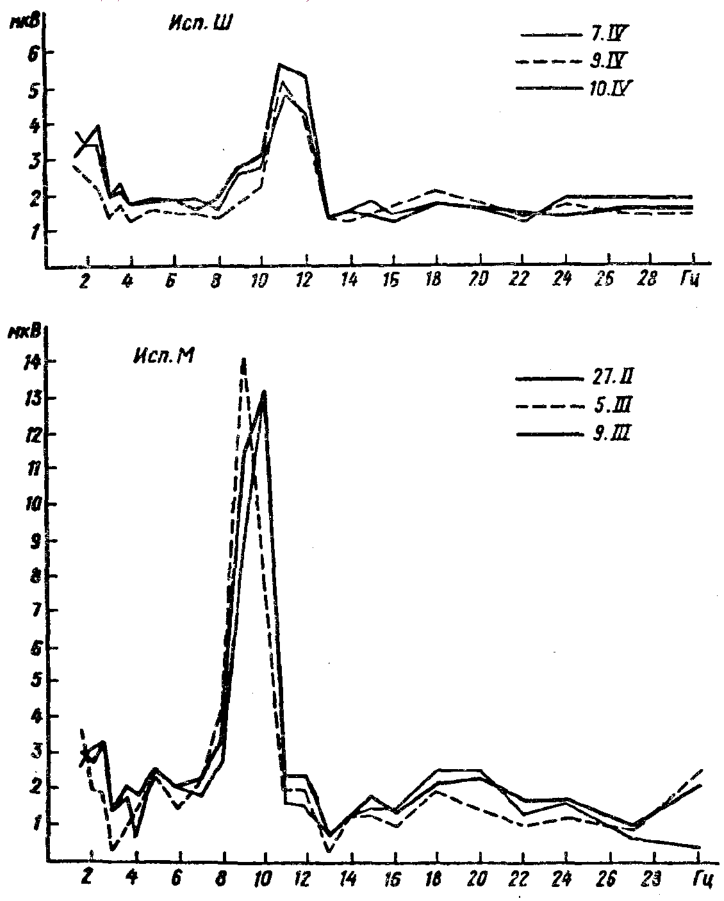
Для изучения наследственного фактора в формировании индивидуальных различий важное значение имеет метод близнецов. Известно, что однояйцовые близнецы имеют идентичный генотип (генетическую информацию). Поэтому в парах однояйцовых близнецов различия в темпераменте, если они обусловлены генетически, должны быть меньше, чем у двуяйцовых и тем более у не-родственников. Конечно, это справедливо только при условии, что пары близнецов живут в одинаковых условиях. Близнецовым методом показано, что двигательная активность, сложные движения (прохождение лабиринта, вставление иглы в отверстие), в особенности тонкие движения кистей рук наследственно обусловлены. Получены данные, что индивидуальный темп выполнения самых разных действий также в значительной мере контролируется генотипом. Высокая стабильность индивидуального паттерна ЭЭГ и ВП, по-видимому, также имеет в своей основе влияние генетического фактора. На рис. 59 показана устойчивость индивидуального рисунка частотного спектра ЭЭГ у двух испытуемых.

Г. Айзенк и Д. Прёлл сравнивали нейротизм, определяемый анкетными методами, в парах однояйцовых и двуяйцовых близнецов. У однояйцовых близнецов

463

***Рис. 59.* Сходство частотных спектров фоновой ЗЭГ у бодрствующего человека, зарегистрированной в разные дни.**

Показаны спектры двух испытуемых (Ш. и М.), полученные для ЭЭГ длительностью в 10 с; числа — дни регистрации *(по Н.Н. Даниловой, 1963)*



они получили высокий коэффициент корреляции по этому свойству (0,85), а у двуяйцовых низкий (0,22). Они полагают, что существует врожденный компонент эмоциональности как свойства темперамента.

464

То обстоятельство, что многие свойства человека обусловлены наследственностью, говорит о том, что темперамент относительно устойчив и должен мало поддаваться воздействиям воспитания и среды. Утверждение, что в процессе воспитания темперамент может быть преобразован, ошибочно. Влияние среды, воспитание изменяют лишь привычки, навыки. А это создает видимость изменения темперамента. В связи с этим правильное воспитание означает направленное формирование у человека тех навыков, привычек, определенного стиля деятельности, которые бы сглаживали природные недостатки темперамента, Поэтому общее поведение животного и человека не может быть показателем его природных типологических особенностей. Показано, что пассивно-оборонительная реакция (трусость) может сочетаться с любым типом высшей нервной деятельности. Хотя эта реакция, по данным Л.В. Крушинского, среди животных слабого типа встречается в 16 случаях из 17, а среди 34 собак сильного типа только в 19 случаях. т. е. собакам слабого типа больше свойственна пассивно-оборонительная реакция, чем собакам сильного типа [19].

Темперамент ребенка оказывает сильное влияние на сам процесс воспитания его родителями. И в этом, по мнению Я. Стреляу, проявляется его регулятивная роль. Уже с момента рождения ребенка определенные особенности его темперамента провоцируют определенное поведение взрослых и прежде всего родителей. Повторяя свое поведение, взрослые создают в отношении ребенка определенную систему направленных воздействий, которые и начинают оказывать формирующее влияние на поведение и личность ребенка. Таким образом, темперамент ребенка модифицирует, изменяет направленные на него воспитательные воздействия окружающих. Т.е. среда действует на ребенка опосредованно через свойства его темперамента.

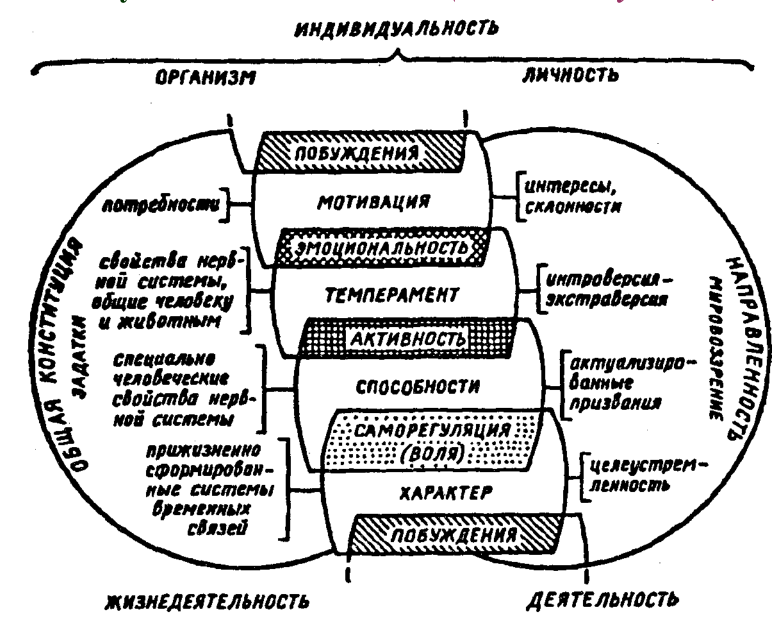
465

Изменение свойств нервной системы, которые могут наблюдаться в раннем возрасте, является не результатом воспитания, а созревания, развития нервной системы у молодого организма. Я. Стреляу описывает следующие особенности изменения основных свойств нервных процессов в онтогенезе. Ранний период развития (до 6 лет) характеризуется слабым процессом возбуждения. Этому соответствует большая впечатлительность ребенка. При этом отмечается неуравновешенность нервных процессов с преобладанием возбуждения над торможением и низкая лабильность. Затем наступает стабилизация, когда процессы возбуждения и торможения становятся более сильными и уравновешенными, увеличивается лабильность.

Таким образом, индивидуальные различия человека, проявляющиеся в его психической деятельности и поведении, обусловлены как наследственностью, природой его организации, так и его жизненным опытом, приобретаемым в результате обучения и воспитания. т. е. индивидуальность, личность человека представляют единство природного и социального. На рис. 60 представлена структура индивидуальности, в которой наиболее разработано соотношение природного и социального. Слева показаны природные предпосылки, обусловливающие темперамент, способности и другие психологические категории. Справа — личностные свойства и качества и их выражение в поведении, в деятельности. В центре — субструктуры индивидуальности: мотивация, темперамент, способности и характер. Они объединены, связаны через системообразующие признаки: эмоциональность, активность, саморегуляцию (волю), побуждения. Важной особенностью схемы является то, что в структуру индивидуальности и личности включен темперамент, который иногда исключается из структуры личности. Кроме того, выделены природные основы как темперамента, так и способностей (задатков).

466

Рис. 60. **Схема соотношений природного и социального в структуре индивидуальности и личности** *(по Э.Л. Голубевой, 1986)*



Выделение *природных задатков способностей* основано на результатах комплексного изучения общих и частных способностей. Согласно определению Б.М. Теплова, под способностями понимают такие индивидуально-психологические особенности, которые имеют отношение к успешности выполнения одной или нескольких деятельностей.

Природной основой различных способностей могут быть разнообразные сочетания общих и специальных индивидуально-психологических свойств. К числу общих способностей относят работоспособность, активность, саморегуляцию и др. По данным Э.А. Голубевой с сотрудниками, природные предпосылки специальных способностей образуют сложные

467

системокомплексы. Ими показано, что для лингвистических способностей это не только инертность, но и преобладание зрительной памяти и второсигнальных функций. Для коммуникативных языковых способностей это не только лабильность, но и слуховая память, и преобладание первосигнальных функций. Для музыкальных способностей это лабильность в

разных возрастах, высокая чувствительность и доминирование непроизвольного уровня регуляции у подростков.

Индивидуальность каждого человека определяет его большие или меньшие адаптивные возможности. По мнению И.П. Павлова, наиболее предпочтительными являются темперамент сангвиника и флегматика. Менее приспособлен к жизни темперамент холерика из-за отсутствия у него уравновешенности процессов возбуждения и торможения. Низкая работоспособность (выносливость) нервной системы характеризует меланхолика. Однако Б.М. Теплов и В.Д. Небылицын [26] выступали против оценочной характеристики темпераментов и подчеркивали, что в зависимости от характера и типа выполняемой деятельности преимущество могут иметь самые разные типы темпераментов и индивидуальные качества человека. На этом строятся основные принципы науки о профориентации, задача которой — помочь молодому человеку в выборе профессии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время в физиологии высшей нервной деятельности достигнут значительный прогресс. Прежде всего это касается двух главных разделов, которые И.П. Павлов рассматривал как ключевые: механизма ассоциативной функции мозга (временной связи) и механизма анализаторов. Именно прогресс в изучении временной связи и анализаторов определил главные направления развития современной физиологии высшей нервной деятельности.

Важным шагом в развитии анализаторов явилось открытие детекторного принципа кодирования информации в ЦНС и модульного принципа организации коры больших полушарий. Выявление детекторов простых признаков и комплексных сигналов (гностических единиц), константных детекторов в самых различных анализаторах убедительно подтвердило детекторную концепцию.

Современные достижения в изучении временной связи обязаны переходу к клеточному уровню анализа и главным образом с использованием простых нервных систем, в частности, моллюсков. Показано, что в основе пластических перестроек в нервной системе, возникающих при разных формах обучения (привыкание, сенситизация, ассоциация) лежит один и тот же универсальный общебиологический механизм. Он включает как пресинаптические, так и постсинаптические преобразования. Данные о взаимодействии мембранных процессов с молекулярными механизмами клетки дали основание для построения концепций о механизме экспрессии — депрессии генов как общебиологической основе памяти. Изучение ассоциативного обучения на полностью изолированных команд-

469

ных нейронах виноградной улитки подтвердило справедливость гипотезы П.К. Анохина относительно внутриклеточного механизма замыкания условного рефлекса.

Аналитические исследования, направленные на выяснение общебиологических, в частности, молекулярных закономерностей работы отдельных нейронов, вносят существенный вклад в понимание элементарных явлений и процессов в нервной системе. Однако в рамках физиологии высшей нервной деятельности, которая характеризуется интегративным подходом к изучению структуры и функций высших отделов ЦНС, требуется интеграция этих знаний с системными процессами, охватывающими мозг как единое целое.

Изучение системных механизмов работы мозга к настоящему времени достигло значительных успехов. Так понятие системы или функциональной системы как единицы поведенческой деятельности получило экспериментальное обоснование не только на поведенческом уровне, но и на клеточном и молекулярном. Выявлены разноуровневые механизмы интеграции в единую систему от интеграции через механизм ритмической активности мозга (реализации принципа «изолабильности» А.А. Ухтомского) до инициации поведенческого акта с помощью отдельных нейропептидов.

Однако современное представление о системном процессе предполагает не столько взаимодействие на одном уровне, сколько взаимодействие элементов разного уровня. В пределах системы высокого уровня существуют восходящие и нисходящие влияния, использующие разные коды языков для передачи информации. При этом каждый уровень структурно-функциональной организации мозга вносит свой вклад таким образом, что деятельность более низкого уровня возникает не только сама по себе, но и как

470

предпосылки функционирования вышележащего. Так предпосылки памяти как функции целого мозга имеются на системном, клеточном, субклеточном и молекулярном уровнях. Показано, что

изменения свойств нейронов, возникающие за счет молекулярных перестроек, являются основой формирования клеточных ансамблей, способных к реализации сложных мозговых функций.

Особый интерес у исследователей вызывают интегративные функции недавно открытых новых групп биологически активных веществ: нейропептидов и нейрогормонов. Нейропептиды, действуя на субклеточно-молекулярный уровень мозговой ткани, обеспечивают организацию целостных мозговых актов. Изучение распределения пептидов в мозге выявило существование пептидергических нервных кругов. Структурная организация распределения нейропептидов совпадает с морфологической нейронной и волокнистой организацией проводящих путей мозга. Пептидергические нервные круги и нервные круги, образованные классическими моноаминергическими, холинергическими и глутоматергическими нейронами, существуют в одних и тех же волокнистых системах как бы параллельно. Полагают, что эти круги связываются между собой «модулирующими» коллатералями. Это послужило основанием Ф.Шмитту для выделения в нервной системе двух самостоятельных систем управления: 1) синаптической и 2) парасинаптической или нейропептидной.

Интерес к особенностям интегративных функций нейропептидного кода и его взаимодействию *с* другими кодами так же как и другим проблемам молекулярных и биохимических основ интегративной деятельности мозга объединил разные дисциплины в одну науку. За рубежом такая междисциплинарная кооперация получила название «нейронаука». В нее вошли

471

нейрофизиология, нейроанатомия, нейроэтология, нейрокибернетика, нейрохимия, нейрофармакология, нейроиммунология и др. Междисциплинарный характер является одной из важных особенностей современного этапа развития науки о мозге. Именно в области нейронауки ученые ожидают ближайших новых открытий.

Другое важное направление развития физиологии высшей нервной деятельности связано с психофизиологией. Анализируя тенденции развития физиологии высшей нервной деятельности в направлении изучения основ психики человека, его субъективного мира, И.П. Павлов говорил о слиянии психологии и физиологии высшей нервной деятельности в единую науку. В 1984 г. идея объединения психологии и физиологии получила организационное воплощение в создании «Международной ассоциации психофизиологии» — науки о физиологических механизмах психических процессов и состояний. Главные проблемы психофизиологии — это физиологические механизмы высших психических функций, т. е. сознательных, произвольных психических актов, действий, движений человека, опосредованных речевыми механизмами. Такое представление согласуется с точкой зрения И.П. Павлова о том, что ключевой проблемой на пути слияния психологии и физиологии высшей нервной деятельности является взаимоотношение первой и второй сигнальных систем мозга. Важный вклад в создание психофизиологии внесли исследования нейронной активности у человека. Работы У. Пенфильда, Г. Джаспера на открытом мозге во время операций показали эффективность регистрации клеточной активности при диагностике заболеваний мозга человека. Исследования Н.П. Бехтеревой с сотрудниками с использованием хронических вживленных электродов в мозг человека позволили подойти к

472

изучению нейронных механизмов психических процессов и состояний, в том числе отражения смысловых характеристик словесных сигналов в активности нейронов человека.

Наука о высшей нервной деятельности приобретает все большее значение в жизни общества. В значительной степени это обусловлено задачами управления функциональным состоянием, обучением, памятью, вниманием и другими функциями человека, которые возникают в педагогике, медицине, на производстве, а также в связи с развитием робототехники.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Анохин П.К.* Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968.
2. *Асратян Э.А.* Рефлекторная теория высшей нервной деятельности // Избранные труды. М, 1983.
3. *Ашмарин ИЛ.* Молекулярные механизмы нейрологической памяти // Механизмы памяти. Л., 1987.
4. *Батуев А.С.* Принцип доминанты в интегративной деятельности мозга // Физиология поведения. Л., 1987.
5. *Бернштейн НА.* Очерки по физиологии движений и физиологии активности. М., 1966.
6. *Бехтерева Н.П.* Здоровый и больной мозг человека. Л., 1980.
7. *Вартанян ГА., Лохов М.И.* Механизмы регуляции памяти // Механизмы памяти. Л., 1986.
8. *Вилюнас В.К.* Психологические механизмы биологической мотивации. М., 1986.
9. *Воронин Л.Г.* Физиология высшей нервной деятельности. М., 1979.
10. *Греченко Т.Н., Соколов Е.Н.* Нейрофизиология памяти и обучения // Механизмы памяти. Л., 1987.

11. *Данилова Н.Н.* Функциональные состояния: механизмы и диагностика. М., 1985.
12. *Иваницкий А.М.* Фокусы взаимодействия, синтез информации и психическая деятельность // Журн. высш. нервн. деят. 1993. Т. 43. Вып. 2. С. 219-227.
13. *Китаев-Смы Л.А.* Психология стресса. М., 1983.
14. *Конорский Ю.* Интегративная деятельность мозга. М., 1970.
15. *Костандов Э.А.* Функциональная асимметрия полушарий и неосознаваемое восприятие. М., 1983.
16. *Котляр Б.И.* Пластичность нервной системы. М., 1986.
17. *Кругликов Р.И.* Системная организация памяти // Механизмы памяти. Л., 1987.
474
18. *Кругликов Р.И.* Принцип детерминизма и деятельность мозга. М., 1988.
19. *Крушинский Л.В.* Биологические основы рассудочной деятельности. М., 1986.
20. *Крылова А.Л., Черноризов А.М.* Зрительный анализатор: нейронные механизмы зрения. М., 1987.
21. *Кэндел Э.* Клеточные основы поведения. М., 1980.
22. *Ливанов МЛ.* Пространственная организация процессов головного мозга. М., 1972.
23. *Лурия А.Р.* Основы нейропсихологии. М., 1973.
24. *Меерсон Я А.* Высшие зрительные функции. Л., 1986.
25. *Менинг О.* Поведение животных. М., 1982.
26. *Небылицын В.Д.* Основные свойства нервной системы человека. М., 1966.
27. *Ониани Т.Н.* Интегративная функция лимбической системы. Тбилиси, 1980.
28. *Павлов ИЛ.* Лекции о работе больших полушарий головного мозга. Л., 1949.
29. *Павлов ИЛ.* Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения животных). Л., 1938.
30. *Павлов ИЛ.* Поли. собр. соч.: В 6 т. М.: Л., 1951-1952.
31. *Прибрам К.* Языки мозга. М., 1975.
32. *Роуз С.* Устройство памяти, от молекул к сознанию. М., 1995.
33. *Рубинштейн С.Л.* Основы общей психологии. М., 1946.
34. *Русинов В.С.* Доминанта как фактор следообразования в центральной нервной системе // Механизмы памяти. Л., 1987.
35. *Сеченов ИМ.* Рефлексы головного мозга. М., 1961.
36. *Симонов П.В.* Мотивированный мозг. М., 1987.
37. *Симонов П.В.* Созидающий мозг (нейронные основы творчества). М., 1993.
38. *Соколов ЕЛ.* Нейронные механизмы памяти и обучения. М., 1981.
39. *Соколов ЕЛ.* Физиология высшей нервной деятельности. М., 1981. Ч. П.
475
40. *Соколов Е.Н.* Теоретическая психофизиология. М., 1986.
41. *Соколов Е.Н.* Перцептивный, мнестический и семантический уровни субъективного отображения // Журн. высш. нервн. деят. 1993. Т. 43. Вып. 2. С. 228-231.
42. *Соколов Е.Н.* Принцип векторного кодирования в психофизиологии // Вест. Моск. Ун-та. Серия 14. Психология. 1995. № 4. С.3-13.
43. *Спрингер С., Дейч Г.* Левый мозг, правый мозг. М., 1983.
44. *Судаков К.В.* Системная организация целостного поведенческого акта // Физиология поведения. Л., 1987.
45. *Ухтомский А.А.* Учение о доминанте // Собр. соч.: В 6 т. Л., 1950-1952.
46. *Хомская Е.Д.* Нейропсихология. М., 1987.
47. *Хьюбел Д., Визель Т.* Центральные механизмы зрения // Мозг. М., 1984.
48. *Чайченко Г.М., Харченко П.Д.* Физиология высшей нервной деятельности. Киев, 1981.
49. *Шеперд Г.* Нейробиология. М., 1987.
50. *Эделмен Дж., Маунткасл В.* Разумный мозг. М., 1981.
51. *Эварт Э.* Механизмы головного мозга, управляющие движением // Мозг. М., 1984.
52. *Andersen P.A., Andeisson SA.* Physiological bases of the alpha ihylhm. N.Y., 1968.
53. *Learning and memory.* A biological view / (Eds. by J.L. Martmez, R.P.Kesner). N.Y., 1986.
54. *Mogenson G.J.* The neurobiology of behavior an introduction. N.Y., 1977.
55. *Mogenson G.J., Jones D.h., Jim C.J.* From motivation to action functional interface between the limbic system and the motor system // Progress in Neurobiology. 1980. V. 14.
56. *Thompson R.F.* Introduction to physiological psychology. N.Y., 1975.

Оглавление

Серия «Учебники МГУ»
Нина Николаевна Данилова, Алевтина Леонидовна Крылова
ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ
Ответственный
за выпуск *Баранникова Е.*
Редактор *Благородова Н*
Корректоры *Шумкина И., Благородова И.*
Художник *Тимофеева Е.*
Компьютерная
верстка *Петров А.*
Сдано в набор 15.05.2005 г. Подписано в печать 25.06.2005 г.
Формат 84x108 1/32. Бумага типографская.
Гарнитура Школьная.
Тираж 5 000. Заказ № 475.
Издательство «Феникс»
344082, г. Ростов-на-Дону,
пер. Халтуринский, 80
Отпечатано с готовых диапозитивов в ЗАО «Книга» 344019, г. Ростов-на-Дону, ул. Советская, 57
Качество печати соответствует предоставленным диапозитивам.
